

**Е.В. Титов, О.В. Дымова, И.В. Далькэ**

**БИОЛОГИЯ И ЭКОФИЗИОЛОГИЯ  
СОСНЫ КЕДРОВОЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ  
НА ПЛАНТАЦИИ  
В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ  
СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЫ**





*Посвящается светлой памяти и 70-летию со дня рождения народного учителя СССР, защитника детей-сирот, инициатора создания кедровой плантации в Республике Коми*

***Александра Александровича Католикова***

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии  
Коми научного центра  
Уральского отделения  
Российской академии наук

**БИОЛОГИЯ И ЭКОФИЗИОЛОГИЯ  
СОСНЫ КЕДРОВОЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ  
НА ПЛАНТАЦИИ В ПОДЗОНЕ  
СРЕДНЕЙ ТАЙГИ  
СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЫ**

Ответственный редактор  
доктор биологических наук, профессор Т.К. Головки

Сыктывкар 2012

Е.В. Титов, О.В. Дымова, И.В. Далькэ. **Биология и экофизиология сосны кедровой европейской на плантации в подзоне средней тайги северо-востока Европы.** Сыктывкар, 2012. 98 с. (Коми научный центр УрО РАН).

В монографии обобщены результаты многолетних эколого-биологических, физиолого-биохимических и селекционных исследований интродуцированного хвойного вида *Pinus cembra* L. на европейском Северо-Востоке. Дана общая характеристика и рассмотрены особенности биологии сосны кедровой европейской. Изложены результаты по созданию кедровой плантации в Республике Коми. Приведены оригинальные данные по росту и продуктивности привитых деревьев. Представлены сведения о фотосинтетическом аппарате разновозрастной хвои.

Книга предназначена для специалистов лесного хозяйства, селекционеров, экологов и физиологов растений, озеленителей.

#### Рецензенты

доктор сельскохозяйственных наук, профессор В.В. Пахучий  
доктор биологических наук А.Л. Федорков

ISBN 978-5-89606-469-5

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение .....	6
Глава 1. Общая характеристика <i>Pinus cembra</i> L. – сосны кедровой европейской .....	8
1.1. Происхождение, систематика, географическое распространение .....	8
1.2. Биологические и экологические свойства .....	10
1.3. Хозяйственно-ценные свойства сосны кедровой европейской .....	13
Глава 2. Создание и изучение клона сосны кедровой европейской, привитых на сосну кедровую сибирскую в подзоне подзоны средней тайги Республики Коми .....	16
2.1. Кедр сибирский в Республике Коми .....	16
2.2. Климатические условия района исследований .....	18
2.3. Создание клоново-испытательной плантации .....	19
Глава 3. Рост растений и охвоенность побегов клона сосны кедровой европейской в условиях подзоны средней тайги Республики Коми .....	24
3.1. Динамика роста привитых растений .....	24
3.2. Морфобиометрические показатели хвои .....	33
Глава 4. Функциональные характеристики хвои привитых растений сосны кедровой европейской в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока .....	37
4.1. Условия и методика эколого-физиологических исследований .....	38
4.2. Пигментный комплекс хвои .....	42
4.3. Фотосинтетическая активность хвои кедра европейского .....	57
Глава 5. Биология плодоношения и орехопродуктивность привитых растений сосны кедровой европейской .....	76
5.1. Особенности семеношения привитых растений .....	77
5.2. Формирование урожая .....	81
Заключение .....	85
Литература .....	88

## ВВЕДЕНИЕ

Среди большого разнообразия видов в роде *Pinus* особый интерес представляют орехоплодовые сосны, продуцирующие съедобные семена (орешки) – высококалорийный, экологически чистый питательный и целебный продукт высокой биологической активности. Их эффективное массовое производство возможно при плантационном ореховодстве как в зоне экологического оптимума видов, так и в районах успешной интродукции растений.

В научной литературе по мере накопления сведений о соснах в роде *Pinus* выделяется особая группа кедровых сосен (Бобров, 1978). На европейском континенте произрастают два вида – сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour.) и сосна кедровая европейская (*Pinus cembra* L.). Их ареалы не перекрываются и занимают области с резко различающимися климатическими условиями. Сосна кедровая сибирская произрастает в резко континентальном и суровом северном климате, сосна кедровая европейская – в мягком и влажном центрально-европейском. Хотя *Pinus sibirica* и *Pinus cembra* слабо различаются по большинству морфологических признаков и при гибридизации данных видов кедровых сосен получены межвидовые гибриды (Титов, 2006), но этого недостаточно для объединения их в один вид. Считается, что *Pinus sibirica* и *Pinus cembra* возникли при длительной изоляции центрально-альпийских и уральско-сибирских популяций кедров в результате постепенного расхождения признаков и свойств.

По территории Республики Коми проходит северо-западная граница естественного ареала сосны кедровой сибирской. Обстоятельное исследование данной породы в этом регионе выполнила Н.И. Непомилуева (1974). Распространение ископаемой пыльцы и современный ареал *Pinus sibirica* свидетельствуют о том, что нынешняя граница вида в регионе неоднократно смещалась к северу и вновь отступала к югу в пределах 2-3°

широты в зависимости от колебаний климата и оледенения (Непомилуева, 1974).

Частые и длительные природные катаклизмы на краю европейского ареала вида могли привести к усилению полиморфизма в сохранившихся популяциях сосны кедровой сибирской, изменению морфологических и функциональных признаков и свойств особей. Поэтому изучение в условиях средней тайги европейского северо-востока России особенностей роста, семеношения и физиологических параметров прививок сосны кедровой европейской на подвоях ее ближайшего родственника – сосны кедровой сибирской, позволяет получить дополнительные сведения о биологии и эволюции близкородственных видов и отселектировать высокопродуктивные генотипы для создания в данных условиях высокоурожайных кедровых плантаций.

Настоящая работа – результат творческого сотрудничества кафедры лесоводства Воронежской государственной лесотехнической академии (д.с.-х.н., проф. Е.В. Титов) и лаборатории экологической физиологии растений Института биологии Коми научного центра УрО РАН. Главы 1-3 и 5 написаны Е.В. Титовым, глава 4 – О.В. Дымовой и И.В. Далькэ, введение и заключение – совместно.

Авторы искренне признательны руководству детского дома-школы № 1 им. А.А. Католикова – заместителю директора, заслуженному учителю РФ и РК Л.М. Дымовой за помощь в проведении ежегодных исследований, д.б.н., проф. Т.К. Головки (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) – за поддержку исследований и консультации при подготовке настоящей монографии. За помощь в проведении экспериментов признательны сотрудникам лаборатории экологической физиологии растений, особенно Р.В. Малышеву, И.Г. Захожему, а также к.б.н. Я.Н. Яцко. Благодарны воспитателям и учащимся ДДШ за образцовое содержание кедровой плантации и участие в научных исследованиях, М.И. Кулик (ВГЛТА, г. Воронеж) – за полученные экспериментальные данные.

## Глава 1 ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *PINUS CEMBRA* L. – СОСНЫ КЕДРОВОЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ

### 1.1. Происхождение, систематика, географическое распространение

Сосна кедровая европейская (далее – кедр европейский), *Pinus cembra* L. – послеледниковый реликт. Ее прародителем является сосна кедровая сибирская, или кедр сибирский (*Pinus sibirica* Du Tour). Это более древний вид, некогда широко распространенный на европейско-азиатском континенте на 1.5-2.0 тыс. км западнее современной западной границы. В плиоценовое время он произрастал на Русской равнине: кедровая пыльца является обычной в межледниковых плейстоценовых отложениях в бассейнах рек Хопра, Оки, Волги.

Помимо Восточной Европы, кедр сибирский достиг и Западной Европы. Его пыльца обнаружена в четвертичных отложениях Западных Альп, в Карпатах и прилежащих предгорных областях, на Польской равнине. Предполагается, что этот вид распространился в Западной Европе в конце плиоцена – начале плейстоценового похолодания. Позднее, в среднем голоцене, в связи с потеплением климата и распространением широколиственных лесов ареал кедров значительно сократился (Зеров, 1950; Козий, 1950). В нижних поясах гор он был вытеснен широколиственными породами и нашел себе убежище в высокогорье Альп и Карпат. Произошел разрыв ареала этого единственного вида кедров и началась расовая дивергенция западно-европейского и сибирского кедров в расходящихся и сокращающихся ареалах под влиянием внешних условий (Бобров, 1978). Длительная пространственная изоляция и природно-климатические условия произрастания кедров сибирского в горах Средней Европы затронули его физиологические свойства и способствовали дифференциации породы до нового видового ранга – появлению молодого западно-европейского вида

кедра – *Pinus cembra*. Поскольку вид географически обособился совсем недавно, то морфологически он незначительно отличается от своего сибирского прародителя.

В настоящее время кедр сибирский и кедр европейский рассматриваются как близкородственные и географически замещающиеся виды. Они являются продуктом географического видообразования, затронувшего прежде всего их физиологические свойства (Ирошников, 1985). По современной систематической классификации оба вида относятся к одному видовому ряду *Sibiricae*, секции *Cembra* (Бобров, 1978).

Современный ареал кедр европейского географически обособлен. Он находится в горах Средней и Западной Европы: среднегорье и высокогорье Карпат, Татрах, Альпийских горах Франции, Италии, Германии, Швейцарии. Здесь вид часто образует верхнюю границу леса в широком диапазоне высот: от 1200 до 2400 м над ур. м. Кедр произрастает на разных грунтах, наилучшего роста достигает на достаточно увлажненных глинистых почвах. Образует чистые и смешанные, часто с лиственницей европейской, сосной горной и елью европейской, насаждения, в которых часто встречается единично.

В Украинских Карпатах естественные насаждения кедр европейского занимают 6,3 тыс. га (Смаглюк, 1972). Большие площади этой породы сохранились в Горганах, которые представляют собой систему горных хребтов с резко выраженными каменистыми формами рельефа. На высоте 1350-1450 м над ур. м. кедр европейский образует верхнюю границу леса. Это связано с преобладанием здесь естественных высокогорных охраняемых кедрово-еловых лесов и меньшей конкурентной способностью ели на каменистых россыпях.

Лесорастительные условия отличают относительно короткий вегетационный период, большое количество (более 1 тыс. мм) атмосферных осадков, песчаные или супесчаные, сильноскелетные почвы на аллювиально-делювиальном песчанике. Чистые насаждения из кедр европейского встречаются очень редко и на малых площадях. Чаще кедр европейский является примесью в еловых древостоях, где его доля обычно составляет 1-3 ед. На склонах световых экспозиций с сильно каменистым грунтом, где ослабевает конкуренция ели, участие кедр европейского в составе насаждения достигает 5 ед.

Естественным кедрово-еловым горганским лесам присуща большая разновозрастность, что обеспечивает их высокую био-

логическую устойчивость. В высокогорье они не подвержены ни ветровалам, ни буреломам. Средний возраст деревьев колеблется в пределах 160-350 лет, средняя высота – 14-24 м, средний диаметр – 25-70 см.

## 1.2. Биологические и экологические свойства

Кедр европейский – дерево первой величины. В условиях естественного произрастания в высокогорье отличается медленным ростом, высота деревьев обычно не превышает 15-25 м. В Горганском высокогорье Украинских Карпат особенностью роста породы является ранняя, в первые 40-60 лет жизни, кульминация прироста в высоту. В 20-40 лет он достигает 20-26 см/год, в 80-100-летнем возрасте постепенно снижается до 5-10, а в 300-320 лет не превышает 3-5 см/год. Средний годовой прирост в высоту колеблется в пределах 8-12 см/год. Кульминация прироста по диаметру наступает в 50-100 лет, достигая 0.5 см/год. Затем он стабильно сохраняется на уровне 0.20-0.25 см/год до 300-летнего возраста (Смаглюк, 1972).

Ствол сбежистый, как у всякой теневыносливой породы, плохо очищен от сучьев: протяженность живой кроны достигает 50-80 %. Кора в молодом возрасте гладкая, серая, позже серовато-коричневая, глубокотрещиноватая. Крона из-за близко расположенных мутовок густая, с возрастом изменяется от яйцевидной до цилиндрической формы (фото 1). Почки ширококонические, продолговатые, покрыты красновато-бурыми чешуйками. Хвоя короткая (5-9 см), узкая (1 мм), тупозаостренная, темно-зеленая со слабой голубизной, в пучке по пять хвоинок.

Кедр европейский – однодомная, ветроопыляемая порода. На одном дереве одновременно формируются и женские, и мужские генеративные органы. Их местоположение в кроне специфично по ярусам. Женские плодоносящие побеги располагаются в верхнем (женском) и среднем (смешанном) генеративных ярусах; мужские пыльцепроизводящие побеги – в среднем и нижнем (мужском). На всей кроне образуются ростовые побеги. По мере возмужания дерева часть из них (15-20 %) в женском и смешанном ярусах становится женскими, в мужском ярусе – мужскими.

По степени преобладания мужских побегов над женскими выделяются особи различного полового типа: при небольшом превышении – женского, при умеренном – смешанного, при

резком – мужского. Такая репродуктивная специализация деревьев обуславливает эффективность семеношения при перекрестном опылении. Основная функция экземпляров женского типа – производство семян. Это преимущественно высокоурожайные генотипы с невысокой пыльцевой продуктивностью. Деревья мужского и смешанного типов образуют огромную массу жизнеспособной пыльцы при пониженных урожаях орехов.

Кедр европейский достигает возмужалости на просторе в 40-50 лет, в насаждении – в 60-70 лет, максимум семеношения наблюдается в 120-280 лет. Цветет почти ежегодно в июне-июле, но обильные урожаи повторяются через 6-10 лет. Их появлению предшествует повышенное по сравнению со среднегодовым многолетним значением количество тепла в период формирования семян (Смаглюк, 1973). Мужские соцветия (колоски) желтовато-красные, образуются в нижней и средней частях кроны на коротких и тонких побегах старших порядков ветвления (третьего-четвертого). Женские шишки прямостоящие, конусовидные, формируются в верхней и средней частях кроны, в отдельные высокоурожайные годы – по всей кроне, на концах интенсивно растущих побегов первого и второго порядков ветвления. После опыления в первый год шишечки достигают длины 1 см. В таком состоянии они зимуют и называются «озимью». Спустя почти год происходит оплодотворение, шишки усиливают рост, приобретают фиолетовый цвет и в августе достигают максимальных размеров. Созревают они в конце августа–сентябре. Зрелые шишки светло-бурые.

В разные годы параметры шишек, выход и качество семян, величина урожая орешков сильно колеблются. В Карпатских Горгонах в типичном местообитании, на высоте 1330-1380 м над ур. м., в разновозрастном 190-310-летнем древостое состава 4К6ЕедБ, Пх в 1967-1972 гг. средняя длина шишек составляла 46-56 мм (максимально 84), ширина – 41-43 (59) мм, число семян в шишке – 16-59 (90) шт., масса семян в шишке – 5-11 (22) г. Масса 1 тыс. шт. полнозернистых семян – 270-300 г, в 1 кг их 3.3-3.7 тыс. шт. (Смаглюк, 1972, 1973). В годы высоких урожаев на одном дереве формировались в среднем 84 шишки или 700 г семян, на 1 га – 70-80 кг. В других частях альпийского ареала кедра европейского, например в Баварских Альпах, на отдельных деревьях имелось от 200 до 600 шишек, а семенная продуктивность древостоев в урожайные годы достигала 280 кг/га чистого ореха (Rohmeder, 1955).

Кедр европейский произрастает в условиях сравнительно мягкого континентального климата с небольшими отрицательными температурами воздуха зимой и высокой температурой летом при среднегодовом значении, не превышающем  $0^{\circ}\text{C}$ , и может довольствоваться продолжительностью вегетационного периода всего 2.5 месяца. Отличается высокой зимостойкостью и устойчивостью к заморозкам. В горных районах с хорошо выраженной континентальностью климата произрастает на склонах разных экспозиций. В других условиях предпочитает световые и близкие к ним экспозиции, где сильнее выражена континентальность.

Кедр европейский требователен к влаге, относительно теневынослив. О малой требовательности к свету свидетельствуют его густая крона, долговечная хвоя (держится на дереве 5-8 лет), замедленный рост и медленное очищение стволов от сучьев, способность подроста переносить длительное затенение. Светолюбие повышается с возрастом, а также в худших эдафических и климатических условиях.

К почвам кедр европейский малотребователен, но лучше растет на умеренно увлажненных, глубоких, хорошо аэрированных суглинистых и легких глинистых грунтах. Наиболее часто встречается на относительно бедных, щебнистых или каменистых грунтах, где конкуренция ели, более требовательной к почвенному плодородию, ослабевает. Он устойчив к климатическим и биотическим факторам, хотя в высокогорье вершины деревьев часто страдают от снеголома.

Внутривидовая изменчивость кедра европейского в Украинских Карпатах проявляется нечетко, что связано, очевидно, с очень ограниченным ареалом. Выделены формы по габитусу ствола и окраске шишек. По габитусу ствола различают колоновидную форму, отличающуюся стройными стволами и узкоколоновидной кроной, и низкорослую стланиковую форму. По окраске молодых шишек различают зелено- и красношишечные формы, доминирует вторая. Молодые шишки имеют нежный фиолетовый оттенок (Смаглюк, 1972).

Кедр европейский – порода долговечная. Значительная часть деревьев доживает до 400-500 лет, отдельные экземпляры – до 1000-1100 лет.

### 1.3. Хозяйственно-ценные свойства сосны кедровой европейской

Кедр европейский, как и другие кедровые сосны, отличается большим разнообразием полезных для человека свойств и видов лесной продукции. Наиболее ценным продуктом являются кедровые орехи – высококалорийный экологически чистый сбалансированный источник питания высокой биологической активности, обладающий разнообразными целебными свойствами. В их ядре содержится от 50 до 60 % жира, 15-18 % белков, комплекс витаминов группы В, 19 аминокислот, 70 % из них – незаменимые и условно незаменимые, много макро- и микроэлементов, хорошо усвояемых и необходимых для нормальной деятельности человеческого организма. В липидах кедровых орешков содержится большое количество полиненасыщенных жирных кислот (Hirata e.a., 1994; Wolff e.a., 2000). Это выгодно отличает их от других источников жиров. Среди белковых аминокислот преобладает аргинин, чрезвычайно необходимый для физического и умственного развития детей и подростков.

Терапевтическая ценность кедровых семян обусловлена также высоким содержанием в них витаминов группы В, особенно рибофлавина и тиамина, а также макро- и микроэлементов – меди, кобальта, ванадия, калия, цинка. Они регулируют обменные процессы, рост, кроветворение, нормализуют работу сердечно-сосудистой, пищеварительной и эндокринной систем, тормозят образование холестерина в кровеносных сосудах, способствуют нормальному функционированию предстательной железы, укрепляют иммунную систему и др. Семена содержат большое количество витамина Е (токоферол, в переводе с греческого – «несу потомство»), необходимого для продления рода. В семенах кедра содержание витамина Е в 1.5 раза больше, чем в грецких орехах (Щепотьев и др., 1985).

Кедровые орехи богаты йодом. Его недостаток в продуктах питания, особенно на Севере, является одной из основных причин появления эндемического зоба и умственной отсталости.

Всеми питательными и лечебными свойствами семян кедровых орехов обладает и получаемое из них кедровое масло. У кедров европейского и сибирского состав примерно одинаков (Wolff e.a., 2000). Особенно много полиненасыщенных жирных кислот – линолевой и линоленовой, до 87 %. Они выполняют очень важную роль в организме человека – снижают способность хо-

лестерина образовывать бляшки на стенках кровеносных сосудов. Поэтому для обеспечения нормальной жизнедеятельности должны содержаться в продуктах питания.

Кедровое масло имеет светло-желтый или золотисто-янтарный цвет, чудесный ореховый аромат и приятный вкус. Благодаря своим питательным и фармакологическим свойствам кедровое масло представляет интерес для пищевой и фармацевтической промышленности. Также оно используется ведущими парфюмерными и косметическими фирмами при изготовлении духов, одеколонов, туалетной воды, кремов, шампуней, лосьонов. Быстро высыхающее техническое масло применяется в производстве лаков, красок и самых лучших для живописи олиф.

Из хвои кедра европейского получают эфирное масло с приятным бальзамическим запахом. Поэтому основной его потребитель – парфюмерная промышленность. Оно обладает также антисептическими, бактерицидными, дезинфицирующими, мочегонными свойствами. Рекомендуются использовать при заболеваниях верхних дыхательных путей (Целительные ароматы природы, 2004) – простуде, ангине, пневмонии, астме (Дудченко, 1997). Его производят в основном в Швейцарии, но из-за природоохранного статуса породы – в ограниченном объеме.

Не меньшую ценность представляет и кедровая смола – так называемый «карпатский терпентин», которую за способность быстро заживлять раны по праву называют живицей. Она содержится в древесине, бесцветна, прозрачна, имеет приятный запах. Смола обладает сильными бактерицидными свойствами, применяется в медицине для лечения язв, заболеваний кожи, эрозивных процессов. Является исходным сырьем для получения камфоры, скипидара, а также кедрового бальзама для оптико-механической промышленности и микротехники, иммерсионного масла для микроскопии (Raldugin e.a., 1976).

Несмотря на ценные свойства, древесина кедра европейского, как орехоплодовой породы, используется ограниченно, так как в большинстве стран этот редкий вид занесен в Красную книгу. Она имеет красивую текстуру, приятный желтовато-розовый цвет. Мягкая древесина легко обрабатывается режущими инструментами в разных направлениях, постоянно выделяет тонкий аромат эфирных масел, которые оздоравливают и дезинфицируют воздух. Используется при изготовлении изящной и красивой мебели, различной хозяйственной утвари (бочек, кадушек и др.), высокохудожественных поделок, при инкрустации.

Кедр европейский, как и кедр сибирский, удивительно гармонично сочетает разнообразие ценных внутренних свойств с внешней декоративной привлекательностью. Его вечнозеленые деревья необыкновенно красивы в любое время года: во время цветения весной, когда темно-зеленая крона расцветивается огоньками мужских «колосков», образующих фантастические узоры; поражают летом ее необычайным колоритом с фиолетовыми, покрытыми каплями смолы шишками, которые к осени желтеют, а смола затвердевает; радуют зимой, когда их малахитовые кроны припудрены свежевывавшим ослепительно белым снегом или удерживают его многослойные причудливые пласты на своих широких свисающих лапах (фото 2).

Развиваясь на свободе, кедр европейский формирует низкоопущенную ширококораскидистую крону и служит великолепным украшением садов и парков.

Палитра его декоративных свойств чрезвычайно богата – эстетическими элементами являются высота деревьев, форма и ширина кроны, длина, форма и окраска хвои, расположение ее на побегах, окраска пыльников, охвоенность побегов, количество шишек на побеге, их окраска и размер и др. Большинство этих признаков наследуется, и по ним выделяются формы деревьев с устойчивым проявлением тех или иных биометрических или морфологических показателей декоративности.

Для использования в декоративном садоводстве, в одиночных и групповых посадках, имеется большое разнообразие декоративных форм. По высоте ствола и форме кроны различают колонновидную, конусовидную, пирамидальную, карликовую и др. По цвету хвои выделяют сине-зеленую, голубовато-зеленую, голубовато-белую, серебристую, золотистую, пеструю – с золотисто-пестрой хвоей. Часто у дерева сочетаются декоративные признаки формы кроны с различным цветом хвои.

Кедр европейский не только удивительно красив, но и обладает высокими оздоровительными свойствами. Он создает особый, живительный микроклимат, в котором воздух насыщен запахом кедрового бальзама, тонким ароматом эфирных масел и фитонцидами, которые его дезинфицируют, уничтожая болезнетворные микроорганизмы.

Таким образом, по широкому спектру питательных, целебных, хозяйственно-ценных, декоративных и оздоровительных свойств кедр европейский – выдающееся творение природы. Приумножение и использование всех его уникальных богатств возможно при интродукции вида в новые регионы.

## Глава 2 СОЗДАНИЕ И ИЗУЧЕНИЕ КЛОНА СОСНЫ КЕДРОВОЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ, ПРИВИТЫХ НА СОСНУ КЕДРОВУЮ СИБИРСКУЮ В УСЛОВИЯХ ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

### 2.1. Кедр сибирский в Республике Коми

В Республике Коми, где проходит граница естественного ареала кедра сибирского, площадь лесов с его участием составляет около 0.02 млн. га. Насаждения располагаются в подзонах средней и северной тайги, отличаются низкой производительностью: средний класс бонитета составляет IV.9 (Обухов, Ларин, 2000). Только в оптимальных условиях произрастания, в междуречье Печоры и Илыча, встречаются кедровники III класса бонитета (Ланина, 1963). Даже здесь, в Печоро-Илычском заповеднике, они отличаются невысокой семенной продуктивностью.

В сомкнутых насаждениях семеношение начинается в возрасте 80-120 лет, продолжается до 200-250, у некоторых особей – до 400-420 лет. Наибольшее число плодоносящих деревьев (40-92 шт./га) отмечено в сфагново-долгомошных и долгомошно-сфагновых спелых и перестойных кедровниках полнотой 0.5-0.6.

Фенотипические признаки урожайности у деревьев в этих условиях довольно скромные. Протяженность плодоносящего женского яруса составляет в среднем 2 м или не более 18 % длины всей кроны, количество плодоносящих побегов в нем – 50-80 шт., у единичных особей – до 120-160. Структурные признаки урожая средние: длина шишек – 60-70 мм, масса семян в них – 18 г. Семена легкие или средние, масса 1 тыс. шт. – 218-224 г (максимально 230). Биологический урожай семян – 96-144 кг/га, у отдельных деревьев – 1.1-1.3 кг. Фактический средний многолетний урожай – 40-68 кг/га. Хорошие урожаи бывают через пять-девять лет, средние – через два-три года (Не-

помилуева, 1974). Таким образом, на северо-восточной границе ареала для кедра сибирского характерны невысокие, но часто повторяющиеся урожаи семян, что можно рассматривать как результат приспособления вида к жизни в неблагоприятных условиях. Особенность семеношения во многом определяет и структуру популяций.

Репродуктивная способность естественных популяций обусловлена генетически и биологически. В зоне экологического оптимума вида сосредоточено максимально возможное разнообразие форм по различным признакам и свойствам, в том числе по величине и динамике урожаев. В окраинных популяциях, в ограниченных климатических и эдафо-ценотических условиях, полиморфизм резко снижается. Здесь в результате естественного отбора сохраняются наиболее приспособленные, обладающие более совершенными признаками и свойствами особи, способные оставить после себя семенное потомство. Первично объектами отбора служат отдельные фенотипы, но в череде поколений неизбежно происходит отбор генотипов (Тимофеев-Ресовский и др., 1977).

При изменении условий среды нарушается сложившаяся генетическая и экологическая структуры популяций (Шварц, 1980). В Республике Коми, на краю неоднократно изменяющегося под воздействием природных катаклизмов в разные геологические эпохи естественного ареала, в популяциях кедра сибирского адаптировались генотипы с полезными для сохранения вида функциональными и морфофизиологическими свойствами. Адаптация растений к новым условиям обусловлена, прежде всего, их способностью к репродукции. В суровом северном климате ее гарантирует регулярность семеношения.

Согласно законам корреляции признаков, по которым развивается любой организм, в окраинных популяциях отбор обеспечивают среднеурожайные, но часто плодоносящие особи. Их стабильная репродуктивная способность в многолетнем цикле сохраняется за счет быстрого восстановления пластических веществ, израсходованных на формирование невысокого предыдущего урожая семян. Преобладание таких генотипов в местных популяциях является адаптивной особенностью вида и гарантирует появление частых средних урожаев в течение всего периода жизни деревьев. Высокоурожайные, но редко плодоносящие особи кедра в природе малочисленны.

Невысокие показатели урожайности и структурных признаков урожая у деревьев кедров сибирского, небольшая индивидуальная изменчивость их в популяциях на границе естественного ареала существенно ограничивают возможности селекции в Республике Коми. В подзоне средней тайги данного региона более перспективно создание орехоплодовых плантаций высокой продуктивности путем клонирования высокоурожайных генотипов кедров сибирского и европейского из зон их экологического оптимума. Мы исходили из представлений о том, что урожайность – высоко генетически обусловленная наследственная семенная продуктивность отдельного дерева, в меньшей мере подвержена влиянию экологических факторов в новых климатических условиях, чем вегетативная сфера, особенно при вегетативном размножении генотипов. Для проверки данной гипотезы в условиях Республики Коми в учебно-опытном хозяйстве «Межадорское» детского дома-школы им. А.А. Католикова была создана клоново-испытательная плантация высокоурожайных генотипов кедров европейского из Украинских Карпат и кедров сибирского из Горного Алтая – зон их экологического оптимума.

## 2.2. Климатические условия района исследований

Район проведения исследований расположен на северо-востоке европейской части России, в подзоне средней тайги (61°05' с.ш., 50°05' в.д.). Характеризуется среднегодовой температурой воздуха +1 °С и продолжительностью вегетационного периода (выше +5 °С) около 150 сут. Переход среднесуточной температуры через +5 °С наблюдается в первой декаде мая. Длительность периода активного роста (выше +10 °С) составляет 100-110 сут. Наиболее морозным месяцем является январь (средняя температура воздуха -15...-17 °С), наиболее теплым – июль (+15...+17 °С) (По данным Гидрометеообсерватории г. Сыктывкар).

Среднегодовая температура поверхности почвы равна +1 °С. В годовом ходе температурный максимум приходится на июль, минимум – на январь. Продолжительность безморозного периода на поверхности почвы короче, чем воздуха. Среднемесячные температуры верхнего слоя почвы в летний период достаточны для произрастания растений с умеренной требовательностью к теплу. В период вегетации минимальная температура

почвы на глубине 15 см наблюдается в мае и равняется 5.6 °С, максимальная (16.6 °С) – в июле.

Годовое количество осадков составляет 600-800 мм. За теплый период выпадает более 75 % годового количества, что перекрывает величину испарения за год. Количество осадков в июне колеблется в пределах 20-104 мм, в июле – 30-124 мм, августе – 14-105 мм (Климат Сыктывкара, 1986).

Суммарная солнечная радиация составляет 3352 МДж/м<sup>2</sup> в год, годовой радиационный баланс – 1257 МДж/м<sup>2</sup> (Агроклиматические ресурсы..., 1973). Вегетационный период характеризуется благоприятными световыми условиями. Продолжительность светлой части суток в июне-июле составляет свыше 18 ч. За период с мая по сентябрь общая продолжительность светлой части суток равна 2518 ч. В полдень при безоблачном небе освещенность может превышать 240 Вт/м<sup>2</sup>, при низкой плотной облачности – уменьшаться более чем в 10 раз.

### 2.3. Создание клоново-испытательной плантации

Подвоем являлся кедр сибирский. Растения были выращены в Воронежской области из семян деревьев, отобранных в высокопродуктивных кедровниках Северо-Восточного Алтая. Жизнеспособные, хорошо развитые пяти-, шестилетние кедровые деревья высотой 20-30 см ранней весной доставляли в г. Сыктывкар и высаживали на плантационном участке в подготовленные и заполненные плодородным грунтом ямки, по схеме 4×4 м. Плантация расположена на открытом, хорошо освещенном берегу р. Малая Визинга (приток р. Вычегда), на месте вырубленного 20-летнего сосняка-черничника. Площадь участка около 1 га (фото 3).

Привой – дерево кедр европейского – был отселектирован по фенотипическим признакам урожайности (протяженности плодоносящей части кроны и количеству плодоносящих побегов) проф. Е.В. Титовым в Гутянском лесничестве Солотвинского лесокомбината в Горганских редкостойных высокогорных кедровниках (48°42' с.ш., 24°32' в.д.) на высоте 1350-1400 м над ур. м. ранней весной 1972 г. Оно произрастало в верховьях водораздела р. Быстрица на каменистых россыпях.

Возраст дерева – 140 лет, высота – 15.4 м, диаметр на высоте груди – 36 см, прирост в высоту – 11 см/год. Крона плотная, хорошо развита, ее протяженность 10.5 м или 68 % от высоты ствола, протяженность плодоносящего яруса – 7.4 м, или 70 %

всей кроны. В верхней части кроны с концов плодоносящих побегов были заготовлены черенки, которые в мае привили в Воронежской области на подвой сосны обыкновенной. Клонированный в Сомовском лесхозе Воронежской области кедр европейский служил маточником для создания прививок и плантации этой породы как в Республике Коми, так и в других регионах России.

На испытательных плантациях в Воронежской области его прививки на сосне обыкновенной и кедре сибирском растут медленно. Центральный побег в высоту ежегодно прирастает в среднем на 18-20 см. Высота 32-летних привоев на сосне обыкновенной достигает 6.0-6.8 м. Энергия роста боковых побегов первого порядка ветвления изменяется с возрастом. В первое десятилетие они ежегодно прибавляют в среднем по 15 см, во втором – 16, в третьем – 12.

В высокогорье Украинских Карпат, где часто тяжелый мокрый снег обламывает хрупкие верхушечные побеги деревьев кедра европейского, в процессе эволюции появились многовершинные особи. Данная особенность сохранилась в генетической памяти у высокогорного экотипа, интродуцированного в европейской лесостепи России. Здесь при отсутствии снеголома у кедровых привоев вместо одного центрального побега в полуметре выше места прививки образуются три вертикальных ствола, каждый из которых, в свою очередь, раздваивается на высоте примерно 1 м. При этом формируется многовершинная, густо насыщенная боковыми побегами широкояйцевидная крона. Она хорошо развита по всей высоте привоя. Основу ее составляет плодоносящий ярус, который занимает не менее 92 %. В высокоурожайные годы шишки образуются на самых нижних ветвях.

Первые шишки при достаточном опылении формировались на четвертый-пятый год после прививки не менее чем на 80 % привоев. С 10-летнего возраста на всех прививках в клоне появлялись макростробилы. До 20-летнего возраста в среднеурожайные годы шишки образовывались на 80-100 % привоев, позже урожай стабилизировался.

Сначала шишки появлялись на вершине центрального побега (по 1-2 шт.), затем – на концах боковых ветвей первого и второго порядков ветвления. С возрастом их становится все больше. На 9-10-летней прививке число шишек достигает 30-33 шт. К 14 годам при среднем урожае не менее 50 шт. в них содер-

жится 600 г орехов. К 17 годам – 70 шт. (850 г), к 20 годам – 100 (1.2 кг), к 25 годам – 150 (1.8 кг), в высокоурожайные годы – 250-300 шт. (3 кг семян) (фото 4).

При наличии на 1 га плантации 300 плодоносящих прививок и хорошем опылении первый промышленный урожай (60-100 кг) формируется к 11-14-летнему возрасту. Затем по мере разрастания плодоносящего яруса кроны он стремительно возрастает. К возрасту 17 лет средний урожай семян достигает 180 кг/га, к 20-25 годам – 360-450. В высокоурожайные годы эти показатели увеличиваются не менее чем в 1.5 раза. Они превышают среднюю орехопродуктивность лучших 200-летних таежных насаждений кедров сибирского.

Изучаемый нами клон утвержден Госкомиссией РФ как сорт-клон кедров европейского «Карпатский» (селекционные достижения № 54972/8953670) по семенной продуктивности. При испытании в различных природно-климатических условиях (Воронежская, Брянская, Московская области, Республика Коми) он отличается ранним и почти ежегодным семеношением, очень высокой урожайностью.

За 24 репродуктивных года хорошие урожаи кедровых орехов на Воронежской клоново-испытательной плантации кедровых сосен отмечались 19 раз. Урожайность имеет циклический характер, циклы довольно продолжительны. Непрерывно средние и высокие урожаи формируются в течение двух-пяти лет с интервалом через один-два года, что свидетельствует о высокой восстановительной репродуктивной способности генотипа, т.е. стабильность семеношения в многолетнем цикле как адаптированное естественным отбором свойство вида в высокогорье сохранилось при вегетативном размножении отдельного генотипа в условиях интродукции на европейской равнине.

В течение последних 15 лет (1995-2009 гг.) 31-летние прививки кедров европейского плодоносили ежегодно (рис. 1). За этот период отмечали три высоких (170-230 шишек), повышенных (120-140), средних (90-110), два пониженных (60-80) и четыре низких (30-50) урожая.

Формирование шишек и семян у кедровых сосен связано с большим расходом питательных веществ, на восстановление которых организму требуется определенное время. Поэтому в многолетнем цикле высокоурожайные годы сменяются средне- и низкоурожайными. Характерно, что чем выше величина урожая предыдущего года, тем ниже урожай последующего года.

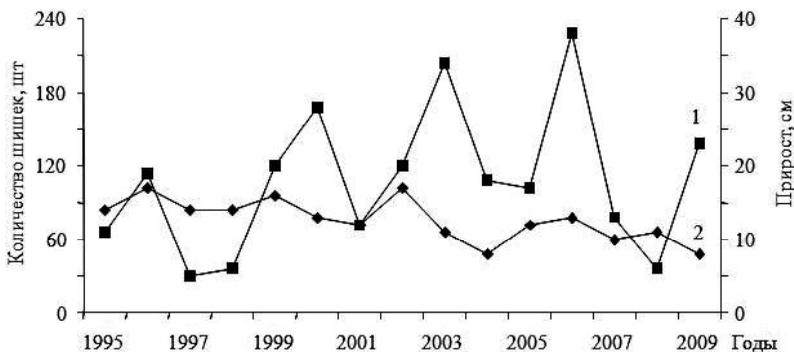


Рис. 1. Динамика урожаев (1) и приростов боковых побегов (2) у прививок кедр европейского в 17-31-летнем возрасте в Воронежской области.

В многолетнем цикле колебания урожаев согласуются с приростом боковых побегов, на которых образуются шишки. Годичная динамика линейного прироста находится в обратной связи с плодоношением, ослабляющим вегетативный рост, поскольку в год созревания шишек он продолжается. Это хорошо видно из сравнительной динамики данных показателей в возрасте стабильного плодоношения (рис. 1). В годы и циклы с невысокими урожаями (1995-1999 гг., 2002 г.) величина прироста боковых побегов значительно превышала средние многолетние значения, в периоды формирования урожаев выше средних (2000 г., 2003-2006 гг., 2009 г.) прирост вегетативных органов был минимален.

В многолетнем цикле в реализации репродуктивного потенциала организма участвует неодинаковое количество плодоносящих побегов. В высокоурожайные годы шишки образуются на 80-90 % из них, в годы повышенных урожаев – на 68-75, в среднеурожайные годы – на 42-58, низкоурожайные – на 16-32 %. Численность шишек регулируется запасом пластических веществ, накопленным растением после предыдущего урожая.

Шишки цилиндрические, мелкие – длиной 6.0-6.5 см, шириной 4.0-4.5 см, коричневые. Семенные чешуи тонкие, с плоским апофизом. Семена яйцевидно-конусовидные, темно-коричневые, средние по размерам (12 x 7 мм) и массе 1 тыс. шт. (250-270 г). Масса полнозернистых семян в шишке – 11-12 г. Невысокие показатели структурных признаков урожая компенсируются стабильностью и обилием семеношения. Между ними су-

ществуем обратная связь. Основным показателем, стабилизирующим высокий урожай семян, является количество зрелых шишек на дереве (Титов, 2010).

С данного высокоурожайного клона в разные годы заготавливали в конце зимы черенки и прививали их ранней весной на энергично растущие подвой кедра сибирского на плантации, созданной в подзоне средней тайги Республики Коми. Прививка проводилась «вприклад» сердцевинной привоя на камбий подвоя в верхней или средней частях центрального побега последнего года. В качестве обвязки использовали полихлорвиниловую клейкую ленту. Благодаря эластичности она в течение длительного времени не врезалась в компоненты прививки. Это гарантировало их плотное срастание, высокую приживаемость и позволяло ослабить обвязку весной следующего года. В это же время удаляли верхушечный побег подвоя выше места срастания компонентов, а также почти все боковые побеги на первой нижележащей мутовке. В последующие годы на различных мутовках подвоев укорачивали или удаляли боковые побеги, стремящиеся занять лидирующее положение или конкурирующие с привоем по энергии роста в толщину.

Было получено 57 нормально развитых, не поврежденных прививок сорта-клона кедра европейского «Карпатский» 3-16-летнего возраста на 6-18-летних подвоях кедра сибирского, привитых на высоте 0.6-2.5 м. Среди них преобладали 3-4-летние (40 % общего числа) и 6-7-летние (47 %) привои на 11-17-летних подвоях высотой 100-200 см.

На каждом растении у привоя и подвоя определяли возраст, прирост в высоту за все годы их жизни, диаметр, угол отхождения сучьев от ствола, количество ветвей в мутовках, общую длину и длину охвоенной части ветвей первого и второго порядков (фото 5).

Морфобиометрические показатели хвои (длина, ширина, масса 20 пятихвойных мутовок) и охвоенность определяли на 1-4-летних побегах подвоя и привоя, на трех прививках различного возраста, на хорошо развитых трех-четырёх ветвях средних мутовок различной экспозиции. Образцы хвои высушивали до воздушно-сухого состояния. Экспериментальные данные статистически обработаны.

### Глава 3

## РОСТ РАСТЕНИЙ И ОХВОЕННОСТЬ ПОБЕГОВ КЛОНА СОСНЫ КЕДРОВОЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ В УСЛОВИЯХ ПОДЗОНЫ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ РЕСПУБЛИКИ КОМИ

### 3.1. Динамика роста привитых растений

Прививка имеет два важных преимущества перед семенным размножением растений: одно заключается в высоком наследовании вегетативных и генеративных свойств материнского организма, другое – в быстроте роста и ускоренном начале плодоношения. Успешность прививок зависит, главным образом, от совместимости подвоя и привоя и хорошего соединения их камбиальных зон. Прививки кедровых сосен на кедровых подвоях полностью совместимы. При использовании в качестве подвоя двуххвойных видов сосен наблюдается различной степени несовместимость. Надежное соединение компонентов прививки достигается при максимальном совмещении их анатомических структур и соблюдении определенных технических приемов при проведении данной операции.

Во время срастания компонентов прививки происходят следующие анатомические изменения: 1 – образование контактного слоя, 2 – развитие каллуса, 3 – уничтожение контактного слоя и начало дифференциации каллуса, 4 – соединение сосудистой ткани, 5 – образование общего камбия (Nienstaedt, 1958; по П. Крамер с соавт., 1963). Поскольку в образовании прививочного соединения участвуют два поврежденных, физиологически ослабленных организма, то в первые 30-40 дней компоненты прививки кедровых сосен в большинстве случаев срастаются медленно. С появлением общего раневого камбия и общей проводящей системы процесс ускоряется, и спустя месяц приживаемость кедра европейского на подвоях кедра сибирского разного возраста существенно повышается.

При плантационном выращивании в подзоне средней тайги Республики Коми в первый год прирост привитого побега в вы-

соту был небольшим, в среднем 3.7 см, максимальные приросты достигали 5 см. На второй год жизни прирост привоя резко усиливался и составлял в среднем 11.4 см, максимально – 15-16 см. В последующие годы, до 16-летнего возраста, средний прирост равнялся 25-27 см. Чаще всего привой ежегодно подрастал на 24-32 см, реже – на 17 и 38 см. К пятилетнему возрасту он достигал высоты 75-80 см, к десятилетнему – 200-210, к 15-летнему – 330-340 см (рис. 2). К 10 годам высота привоя по сравнению с первым годом увеличивалась в 40 раз, к 16 годам – более чем в 70.

В многолетней динамике величины прироста побегов и урожая шишек взаимосвязаны. Ежегодный линейный прирост у кедровых сосен находится в обратной зависимости от плодоношения. Это обусловлено большим расходом питательных веществ на созревающие шишки, что ослабляет вегетативный рост. Определенный вегетативный цикл сменяется соответствующим уровнем закладки урожая, а генеративное развитие побега зависит от величины его предыдущего вегетативного роста. Способность формировать новые генеративные почки появляется после восстановления потраченных на плодоношение ресурсов (Эколого-биологические основы..., 1981).

Прививки кедр европейского черенками женской сексуализации, отобранными с плодоносящих ветвей материнского дерева, вступают в генеративную фазу на третий год. В значительной степени регулируют жизнедеятельность вегетативных частей растения шишки, семена и озимь, так как побеги участвуют в их питании, а рост побега в год созревания шишек продолжается.

У кедр европейского и кедр сибирского рост шишек, формирование и созревание семян происхо-

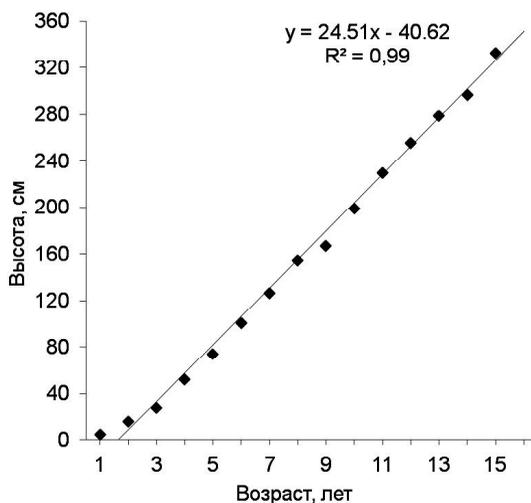


Рис. 2. Рост прививок кедр европейского в высоту.

дит на следующий год после опыления. На создание этой относительно большой репродуктивной продукции расходуется значительное количество питательных веществ. В режиме питания, регулирующего вегетативные и репродуктивные процессы, основная роль принадлежит углеводно-азотному обмену. Созревающий урожай шишек потребляет сахара и азот, поэтому их содержание в побегах сильно уменьшается.

В биомассе древесных растений до 75 % сухого вещества приходится на долю углеводов. Среди непосредственных продуктов фотосинтеза до 97 % ассимилятов составляют углеводы (Крамер, Козловский, 1983). Транспортной формой углеводов являются нередуцирующие сахара. При отложении углеводов в запас происходит их биохимическая трансформация из водорастворимой формы (сахара) в нерастворимую (крахмал, гемицеллюлозы). Показано, что в процессе роста содержание сахаров и нерастворимых углеводов в хвое сосны обыкновенной значительно снижается, осенью концентрация сахаров увеличивается (Кайбияйнен, 2003).

У кедрового сибирского в однолетних женских побегах, расположенных выше двухлетних шишек с созревающими в них семенами, сумма растворимых сахаров снижалась более чем вдвое, и они менее активно потребляли азот. В двухлетних побегах количество сахаров становится меньше почти вдвое. В неплодоносящих однолетних побегах в этот период снижение содержания данных веществ не происходило, тогда как в двухлетних – сахара накапливались (Некрасова, 1972).

Физиолого-биохимические свойства побегов у близкородственных кедровых сосен, очевидно, идентичны. Вот почему у плодоносящих привоев кедрового европейского в урожайные годы линейный прирост побегов снижается, а неплодоносящие, одновозрастные с ними прививки, растут на 13-20 % быстрее (рис. 3).

Морфофизиологические процессы регулируются величиной урожая и фитомассой прививок, которая ежегодно нарастает. В ней ведущая роль принадлежит хвое, являющейся основной «лабораторией» синтеза органических веществ. В условиях Республики Коми у привоев кедрового европейского формируется компактная густая крона, с большим количеством боковых побегов, хвоя на которых держится четыре года, т.е. образуется большая фотосинтезирующая масса. Благодаря ей в организме в многолетнем цикле поддерживается относительно высокий

Рис. 3. Динамика роста шестилетних (А) и семилетних (Б) плодоносящих (1) и не плодоносящих (2) прививок кедр европейского.

энергетический уровень питательных веществ. Это способствует относительно равномерному приросту побегов и быстрому восстановлению энергии роста после формирования высоких урожаев семян.

Прирост боковых побегов первого порядка ветвления закономерно снижается с возрастом ветви, по мере удаления от вершины дерева. В верхних (одно-двухлетних мутовках) он составляет 19-20 см; в средних (3-11-летних) – 13-15; в нижних (12-15-летних) – 5-11 см/год. При этом общая длина пятилетних боковых ветвей достигает 70 см, 10-летних – 120, 15-летних – 140 см.

С возрастом привоя увеличиваются количество боковых побегов, их средняя и общая длина (табл. 1).

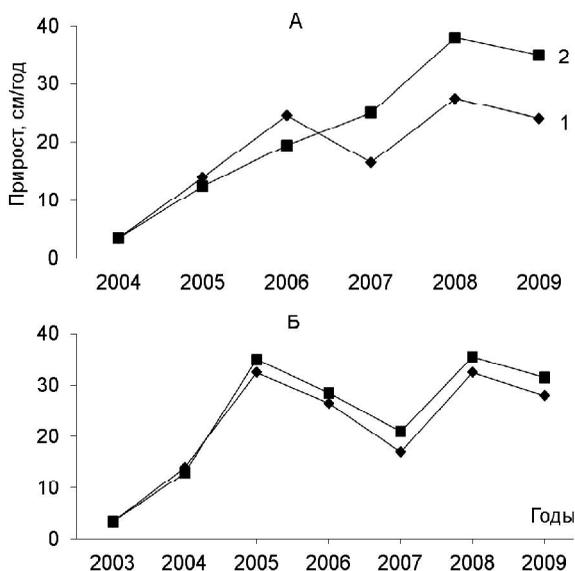


Таблица 1  
Показатели роста боковых побегов у прививок кедр европейского

Возраст прививки, лет	Общее количество побегов, шт.		Общая длина всех побегов, м		Средняя длина побегов, см
	$M \pm m$	$Cv, \%$	$M \pm m$	$Cv, \%$	
3	$7.0 \pm 0.5$	15.1	$1.4 \pm 0.5$	31.4	20.0
4	$11.2 \pm 0.8$	14.8	$2.8 \pm 0.4$	29.0	25.4
6	$18.8 \pm 1.7$	17.2	$6.8 \pm 1.2$	35.9	36.1
7	$23.3 \pm 2.5$	20.8	$12.7 \pm 2.2$	30.0	54.6
16	$39.5 \pm 1.5$	5.8	$34.9 \pm 5.1$	20.5	88.2

Примечание: здесь и в табл. 2-5:  $M \pm m$  – среднее значение и ошибка средней,  $Cv$  – коэффициент вариации.

На трехлетних прививках образуется по шесть-восемь боковых побегов, средняя длина которых равна около 20 см. Общая длина всех боковых побегов составляет 1.0-1.7 м. К семи годам количество боковых побегов на прививках возрастает в 3.5-4.0 раза, достигая 24-29 шт. Средняя длина побега равняется 55 см, общая – 12.7 м, что в 10 раз больше по сравнению с трехлетними прививками. В последующие девять лет темпы нарастания вегетативной массы несколько снижаются. Общее количество побегов увеличивается на 70 %, до 38-41 шт., общая длина – в 2.7 раза (до 34.9 м), средняя длина – в 1.6 раза (до 88 см). В целом, с возрастом фитомасса прививок постоянно нарастает: от трех до 16 лет общее количество боковых побегов увеличивается в 5.6 раза, их средняя длина – в 4.4, общая длина как слагаемое этих показателей – в 25 раз.

Степень разнокачественности и генотипической обусловленности отражает изменчивость признаков. Наиболее стабильно количество боковых побегов. Изменяясь на среднем уровне ( $C_v = 15-20\%$ ) (Мамаев, 1973), оно в значительной степени обусловлено индивидуальными особенностями генотипа. Варьирование общей длины побегов было вдвое выше, и оно соответствовало повышенному уровню изменчивости ( $C_v = 21-30\%$ ). Это означает, что данный признак в большей мере зависит от особенности развития ветви, ее положения в кроне и факторов внешней среды, нежели от генотипа. Именно сложное взаимодействие ростовых процессов с внешней средой, условия минерального и водного питания, освещения и др. обуславливают формирование ветвей с различными параметрами в определенной части кроны: мощных – в одной, более слабых – в другой.

Рост прививок в высоту отражает индивидуальные особенности вегетативного развития маточного дерева, так как взаимовлияние привоя и подвоя растений – чисто физиологическое явление. Действительно, высота 3-16-летних привоев кедр европейского в среднетаежной зоне Республики Коми слабо коррелировала с показателями 6-18-летних подвоев кедр сибирского: с возрастом, высотой, средним приростом, общим количеством и общей длиной боковых ветвей и длиной охвоенной части ( $r = -0.44 - (+0.27)$ ). В то же время рост привоя тесно связан с общим количеством и общей длиной боковых ветвей на нем ( $r = 0.79-0.90$ ). Высокие положительные корреляции между ними и высотой привоя, соответственно  $r = 0.77$  и  $0.85$ , были установлены нами ранее при оценке быстроты роста 20-летних

клонов плюсовых деревьев кедра сибирского на подвоях данного вида в Северо-Восточном Алтае (Титов, 2004). Эти признаки функционально обеспечивают рост деревьев, который на 70-86 % зависит от общего количества и общей длины боковых ветвей привоя.

Уровень корреляций у привоя кедра европейского и подвоя кедра сибирского не одинаков. Более тесная связь между высотой и средним приростом, с одной стороны, количеством и общей длиной боковых побегов, с другой, отмечается у привоя:  $r = 0.89-0.90$  и  $0.79$ ; менее значимая у подвоя:  $r = 0.49-0.66$  и  $0.44-0.62$ . Это может свидетельствовать об относительно независимом друг от друга развитии компонентов прививки.

Данные корреляции отражают особенности вегетативного развития определенного генотипа, сохраняемые при клонировании, а не межвидовые отношения двух кедровых сосен. Ранее нами была установлена клоновая специфика взаимодействия компонентов при прививках плюсовых деревьев кедра сибирского на подвоях данного вида в Северо-Восточном Алтае (Титов, 2000). Одни клоны имели близкие показатели роста на подвоях разного возраста, 12-18 лет, поскольку сохраняли свои индивидуальные особенности. Другие – энергичнее росли на подвоях старшего, 16-18-летнего возраста, т.е. проявление их генотипов сильно модифицировано его влиянием. При этом на количественные показатели привоя может влиять существующий между компонентами прививки обмен пластическими веществами (Кружилин, 1990). Взаимодействие влияет на активность ферментов, участвующих в ростовых процессах, приспособительных реакциях, накоплении запасных питательных веществ и др.

Коррелятивные взаимоотношения энергии роста центрального и боковых побегов определяют конфигурацию кроны. Соотношение их длины отражает степень апикального доминирования – ингибирующего влияния лидирующего (основного) побега на рост боковых. Оно зависит от генетических и физиологических свойств, возраста растения и экологических факторов (Минина и др., 1983).

У 16-летних привоев кедра европейского соотношение энергии роста центрального и боковых побегов не одинаково на разной высоте ствола. В верхних четырех мутовках апикальное доминирование составляет в среднем 1.6, т.е. центральный побег растет быстрее боковых в 1.6 раза. В средних шести мутов-

как он равен 2, в нижних четырех – 1.4 (табл. 2). Благодаря этому у прививок в данном возрасте формируется симметричная конусовидно-овальная форма кроны. Для нее характерно небольшое количество (3-4 шт.) равномерно развитых сучьев в мутовках. Длина и толщина их в пределах одной мутовки почти одинаковы.

В репродуктивной части кроны уменьшение степени доминирования в отдельные годы до 1.4 и 0.9 связано со снижением прироста центрального побега в связи с обильным плодоношением (2007 г.), а также с аномально низким температурным режимом в период вегетации (снежный май, холодный июнь 2002 г.). Интересно, что ежегодный прирост центрального побега более изменчив, нежели боковых. Вариабельность первого показателя можно оценить как высокую ( $C_v = 36\%$ ), второго – как повышенную ( $C_v = 25\%$ ).

В многолетней динамике абсолютные средние значения ежегодных приростов доминирующего и боковых побегов колебались от 13.0 до 35.5 см и от 9.0 до 20.0 см соответственно.

Таблица 2

## Рост побегов 16-летних прививок кедра европейского

Возраст мутовки, лет	Количество побегов в мутовке, шт.	Средний прирост побегов, см/год		Коэффициент апикального доминирования
		центрального	бокового	
1	5	32.0±2.7	20.0±3.3	1.6
2	4	35.5±3.3	19.4±2.4	1.8
3	3	18.3±1.1	15.3±2.2	1.4
4	3	23.3±2.5	13.0±2.1	1.8
5	4	26.3±1.3	13.7±1.5	1.9
6	6	31.0±1.5	16.1±0.9	1.9
7	3	32.3±2.0	15.5±1.6	2.1
8	3	12.5±1.5	14.1±1.1	0.9
9	4	27.8±2.2	14.2±1.4	2.0
10	4	25.7±2.1	12.8±1.0	2.0
11	3	26.7±2.4	13.0±1.6	2.0
12	3	17.3±2.2	11.1±1.4	1.6
13	3	13.0±1.8	9.0±2.1	1.4
14	2	9.2±1.1	6.6±0.5	1.4
15	2	7.1±1.0	5.0±0.5	1.4
$M \pm m$	3.6±0.3	23.6±2.3	13.8±0.9	
$C_v, \%$	27.8	36.0	25.4	

Варьирование величины среднего прироста центрального и боковых побегов в высоту и длину может служить показателем степени адаптации вегетативной сферы к новым условиям подобно тому, как это отмечено для годовичного ритма роста деревьев (Hagner, 1970). У 16-летних прививок кедр европейского за первые пять лет средний годовой прирост возрастал в 2.2-2.4 раза. Затем он относительно стабилизировался. В последующие девять лет, за исключением лет повышенных урожаев, когда резкое падение прироста было связано с ослаблением организма, побеги росли довольно равномерно. В изменяющихся погодноклиматических условиях разных лет годовой прирост центральных побегов отличался от среднееголетних значений на 10-22 %, боковых побегов – на 19-31 %. Относительно стабильный прирост вегетативной сферы, не связанный с начальным ростом и плодоношением прививок, свидетельствует о высокой адаптационной способности клона кедр европейского к условиям подзоны средней тайги европейского Северо-Востока.

Анализ многолетних данных о росте вегетативных частей растения свидетельствует о том, что регулирование ростовых процессов центрального и боковых побегов происходит на организменном уровне и корректируется погодноклиматическими условиями. В то же время характер изменения ежегодного прироста главного и боковых побегов у них несколько отличается: более выровненная динамика свойственна боковым побегам (рис. 4). Менее энергичный рост боковых побегов по сравнению с центральным может быть связан с ограничениями в снабжении питательными веществами вследствие сильной конкуренции за ресурсы между многочисленными побегам, образующими мутовки. По-видимому, доступность элементов минерального питания на сравнительно бедных подзолистых почвах также оказывает существенное влияние на процессы роста и развития растительного организма.

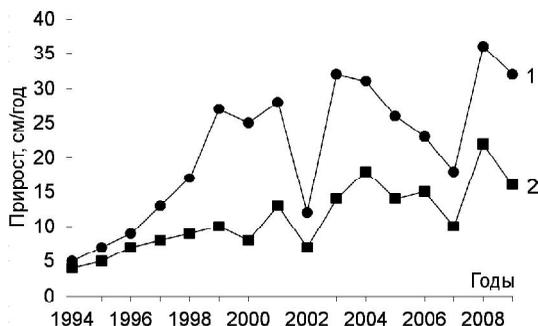


Рис. 4. Динамика роста центрального (1) и боковых (2) побегов у 16-летних прививок кедр европейского.

С ростовой активностью связан тип сексуализации побегов различных порядков ветвления. Для младших порядков характерна женская сексуализация, для старших – мужская (Минина, 1960; Некрасова, 1972). Для взрослых деревьев всех хвойных пород характерно тяготение женских побегов к привершинной части кроны, а мужских – к ее основанию. С этим связана дифференциация кроны на генеративные ярусы.

У кедра в верхней части кроны находится женский ярус. В нем преобладают женские побеги, отличающиеся, по сравнению с остальными, максимальными параметрами. Шишки формируются на концах ветвей первого порядка ветвления. Ниже располагается смешанный ярус, состоящий из женских и мужских побегов. Еще ниже – мужской ярус, где господствуют тонкие мужские побеги второго-третьего порядков ветвления. На них образуются мужские пыльники или «колоски». Самый нижний – ростовой ярус, представлен ветвями только с ростовыми побегами. По величине они занимают среднее положение между женскими и мужскими побегами. Ростовые, или аполовые побеги, имеются также во всех частях кроны. В процессе формирования ветви происходят возрастные и экологические сдвиги пола побегов. Однако в многолетнем цикле генеративная структура кроны довольно устойчива, что свидетельствует о высокой генотипической обусловленности половых типов у кедра сибирского (Титов, 1991).

В пределах генеративного яруса половой тип побега зависит от его положения в системе ветвления и собственного возраста. Он формируется в процессе онтогенеза и отражает определенную его стадию. У деревьев кедровых сосен естественного происхождения половая дифференциация кроны, в зависимости от лесорастительных условий, начинается с 20-25 лет и устойчиво проявляется к 45-60 годам.

Половой тип побега сохраняется при вегетативном размножении. Поэтому при прививке черенков, взятых с плодоносящих деревьев, т.е. стадийно старых, период половой дифференциации кроны значительно сокращается. На привоях кедра европейского в подзоне средней тайги Республики Коми, созданных женскими черенками, до 7-8 (9) лет образуется только женский ярус, состоящий из женских и ростовых побегов. С 9-10-летнего возраста появляются мужские побеги и начинает формироваться смешанный ярус. На 16-летней прививке выделяются уже два генеративных яруса кроны: верхний, женский,

занимающий не менее 70 % всей кроны, и нижний, смешанный (20-30 % кроны), являющийся в данном возрасте основным источником пыльцы.

### 3.2. Морфобиометрические показатели хвои

Хвоя снабжает питательными веществами (ассимилятами) ствол и корни дерева, поэтому степень развития ассимилирующей листовой поверхности является важным фактором биологической продуктивности. Ассимилирующая поверхность у хвойных видов растений зависит от размеров и продолжительности жизни хвои, охвоенности побегов (количества иголок на 1 пог. см), общей длины охвоенных ветвей, расстояния между мутовками, которое определяет степень улавливания хвоей падающего света.

На молодых прививках кедра европейского, состоящих преимущественно из женских и ростовых побегов, хвоя сохраняется в течение четырех-пяти лет. Продолжительность ее жизни у женских побегов на один год меньше, что можно связать с большим расходом воды и питательных веществ на образование шишек. На ростовых побегах она держится пять лет. Длина хвои и охвоенность женских и ростовых побегов примерно одинаковы.

Внутриклоновые размеры хвои довольно стабильны, коэффициент вариации ( $C_v$ ) не превышает 10-14 %. Длина хвои в большинстве случаев не зависела от возраста прививки. На шести-, восьми- и 16-летних привоях длина одновозрастной хвои была практически одинакова. При этом на шестилетних привоях отмечали различную степень неоднородности признака длины хвои: очень низкая изменчивость ( $C_v = 7\%$ ) у однолетней хвои, средняя ( $C_v = 17-19\%$ ) – двух- и четырехлетней и повышенная ( $C_v = 26\%$ ) – у трехлетней. Дифференциация варьирования длины хвои разного возраста в данном случае может отражать специфику ее индивидуального развития.

Длина хвои изменяется с возрастом незначительно и составляет в среднем около 10 см (табл. 3). Закономерности внутриклонового изменения длины хвои во многом характерны и для охвоенности побегов. Уровень ее изменчивости ( $C_v$ ) не превышал 13.2 %. Охвоенность побегов в большинстве случаев не зависит от возраста привоя. На одновозрастных побегах шести-, восьми- и 16-летних прививок она практически одинакова. Более

Таблица 3

**Длина хвои разного возраста на прививках кедра европейского**

Возраст прививки, лет	Однолетняя		Двухлетняя		Трехлетняя		Четырехлетняя	
	$M \pm m$ , см	$Cv$ , %	$M \pm m$ , см	$Cv$ , %	$M \pm m$ , см	$Cv$ , %	$M \pm m$ , см	$Cv$ , %
6	10.9 ± 0.3	7.2	8.7 ± 0.6	19.3	10.1 ± 0.9	25.9	10.1 ± 0.6	16.8
8	10.5 ± 0.2	5.7	8.6 ± 0.1	1.7	10.3 ± 0.3	8.7	10.4 ± 0.4	10.6
16	11.1 ± 0.1	1.8	9.2 ± 0.1	1.7	10.2 ± 0.2	5.1	10.9 ± 0.4	11.0
Средние	10.8 ± 0.2	4.9	8.8 ± 0.2	9.4	10.2 ± 0.4	13.2	10.5 ± 0.4	12.8

заметно различается охвоенность побегов разного возраста, у двух-трехлетних побегов она выше по сравнению с одно- и четырехлетними (табл. 4).

Существует определенная связь между охвоенностью побега и длиной хвои, о чем свидетельствует анализ динамики изменения этих показателей в зависимости от возраста побега (рис. 5). Коэффициент корреляции между этими структурными признаками отрицательный и довольно высокий ( $r = -0.82$ ). Наименьшая охвоенность характерна для одно- и четырехлетних побегов, 19 хвоинок на 1 пог. см, имеющих самую длинную хвою. Максимальную охвоенность (24 и 22 шт./см) имели двух- и трехлетние побеги, образующие более короткую хвою. Обратное соотношение между линейными и количественными вегетативными признаками является примером саморегуляции организмом накопления биологически возможной фитомассы хвои на побегах. Чем длиннее хвоя, тем меньше хвоинок на единице длины, и наоборот.

Масса хвои является интегральным показателем ее размеров – длины и ширины. Наименьшие значения этих слагаемых отмечены у двухлетней хвои, максимальные – у трех- и четырехлетней. Длинная однолетняя хвоя была самой тонкой. Специ-

Таблица 4

**Охвоенность побегов на прививках кедра европейского**

Возраст прививки, лет	Однолетние		Двухлетние		Трехлетние		Четырехлетние	
	$M \pm m$ , шт.	$Cv$ , %	$M \pm m$ , шт.	$Cv$ , %	$M \pm m$ , шт.	$Cv$ , %	$M \pm m$ , шт.	$Cv$ , %
6	19.0 ± 0.9	13.2	22.5 ± 0.8	9.5	21.7 ± 0.1	2.1	19.0 ± 1.0	15.0
8	18.5 ± 0.7	10.8	25.0 ± 0.6	6.0	23.0 ± 0.7	8.7	20.0 ± 0.6	7.5
16	19.5 ± 0.3	5.1	22.5 ± 0.3	4.4	23.5 ± 1.7	21.3	19.0 ± 0.4	5.3
Средние	19.0 ± 0.6	9.8	23.5 ± 0.6	6.6	22.5 ± 0.8	13.2	19.5 ± 0.7	9.1

фична связь одновозрастной хвои с возрастом привоя. Масса 100 шт. хвоинок одно-, двух- и четырехлетней хвои не зависела от привоя: для шести- и 16-летних растений эти показатели были примерно одинаковыми при очень низком и низком уровнях изменчивости ( $C_v = 5-13\%$ ). Масса трехлетней хвои на прививках разного возраста существенно отличалась (на 22%), при повышенном уровне изменчивости признака,  $C_v = 27-29\%$  (табл. 5).

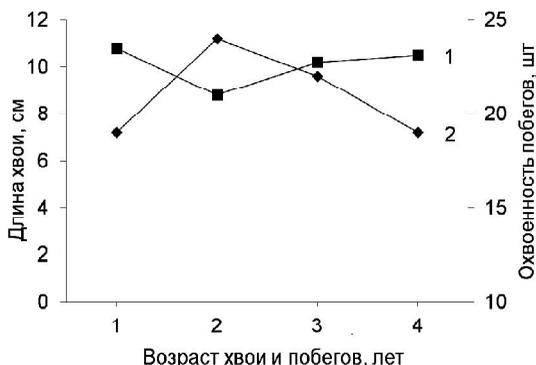


Рис. 5. Длина хвои (1) и охвоенность побегов (2) у прививок кедр европейского.

Таблица 5

**Масса 100 шт. хвои на побегах разного возраста у прививок кедр европейского**

Возраст прививки, лет	Однолетняя		Двухлетняя		Трехлетняя		Четырехлетняя	
	$M \pm m$ , г	$C_v$ , %	$M \pm m$ , г	$C_v$ , %	$M \pm m$ , г	$C_v$ , %	$M \pm m$ , г	$C_v$ , %
6	$2.0 \pm 0.1$	7.5	$1.4 \pm 0.1$	4.2	$2.8 \pm 0.8$	27.3	$2.9 \pm 0.4$	12.9
16	$1.9 \pm 0.1$	9.9	$1.6 \pm 0.1$	5.1	$2.3 \pm 0.6$	28.9	$2.8 \pm 0.5$	14.2
Средние	$2.0 \pm 0.1$	8.8	$1.5 \pm 0.1$	4.7	$2.5 \pm 0.6$	28.1	$2.8 \pm 0.4$	13.5

Более значимы различия по массе разновозрастной хвои. Самой легкой была двухлетняя – масса 100 шт. сухих хвоинок составляла 1.4-1.6 г. Средняя по массе – однолетняя хвоя (1.9-2.0 г), тяжелая – трех- и четырехлетняя (2.3-2.9 г). Различия между крайними значениями достигали 89%. Масса хвои тесно коррелировала с ее длиной ( $r = 0.89$ ) и находилась в обратной связи с охвоенностью побегов ( $r = -0.82$ ) (рис. 6).

Таким образом, у молодых прививок кедр европейского в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока длина и масса хвои, охвоенность побегов в большинстве случаев характеризуются высокой степенью стабильности. Изменение морфобиометрических показателей хвои, как правило, не зависит от возраста и высоты привоя, варьируя в пределах кроны на

низком и среднем уровнях. Исключение составляет трехлетняя хвоя, длина и масса которой отличается значительной неоднородностью. Данные признаки сильно обусловлены индивидуальными генетическими особенностями материнского дерева, внутренними биологическими свойствами – собственным возрастом, и в меньшей степени – внешними факторами.

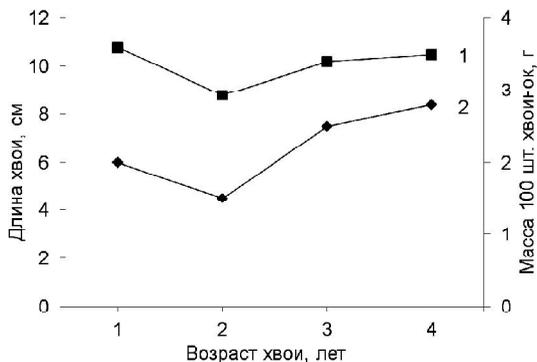


Рис. 6. Масса 100 шт. (1) и длина (2) хвои у прививок кедр европейского.

#### Глава 4

### ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ХВОИ ПРИВИТЫХ РАСТЕНИЙ СОСНЫ КЕДРОВОЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА

В процессе роста и развития ассимилирующих органов хвойных формируется фотосинтетический аппарат (ФА). Сохранение и продолжительное функционирование ФА позволяет вечнозеленым хвойным занимать обширный ареал, распространяясь вплоть до гипоарктических широт. Изучаемый нами вид – кедр европейский (*Pinus cembra*), в условиях субальпийского пояса в горных системах Европы и Северной Америки способен доживать до 1200 лет (Nooden, 1988). На равнинной территории тайги Западной Сибири близкородственный вид – кедр сибирский (*Pinus sibirica*) живет 500-700 лет (Велисевич, 2007). При этом ФА доминирующих в бореальной зоне вечнозеленых хвойных древесных растений значительную часть года испытывает неблагоприятное действие низкой температуры, нередко в сочетании с высокой инсоляцией.

Изучению состояния ФА представителей рода *Pinus* посвящено немало работ. Показаны сезонные изменения содержания фотосинтетических пигментов (Ходасевич, 1982: 7-24; Ottander e.a., 1995), скорости транспорта электронов в электрон-транспортной цепи (ЭТЦ) хлоропластов и ассимиляции  $\text{CO}_2$  (Vogg e.a., 1998; Ensminger e.a., 2004; Robakowski, 2005). Большое значение в защите ФА отводится каротиноидам. Они стабилизируют мембраны хлоропластов, способны осуществлять тушение триплетного хлорофилла и синглетного кислорода. У некоторых видов растений выявлено накопление вторичных каротиноидов, осуществляющих защиту ФА путем экранирования хлоропластов (Маслова и др., 2009). Важную роль играют пигменты виолаксантинового (ксантофиллового) цикла (ВКЦ), осуществляющие диссипацию поглощенной антенными хлорофил-

лами избыточной энергии (Gilmore, 1997; Demmig-Adams, 2003). Механизм работы пигментов ВКЦ был открыт Д. И. Сапожниковым в 1957 г. (Сапожников и др., 1957; Sapozhnikov, 1957). Цикл включает энзиматическое (с участием фермента деэпоксидазы) превращение виолаксантина в зеаксантин через интермедиат антраксантин (реакция деэпоксидации). Обратная реакция (эпоксидации) заключается в конверсии зеаксантина в виолаксантин с участием фермента эпоксидазы. Ряд авторов (García-Plazaola, 2003; Verhoeven e.a., 2005; Маслова и др., 2009; Яцко и др., 2009) отмечал повышение в зимнее время уровня деэпоксидации пигментов виолаксантинового цикла (ВКЦ) в листьях вечнозеленых растений.

Вместе с тем, представления о функционировании фотосинтетического аппарата у хвойных видов европейской таежной зоны в годичном цикле остаются неполными. Не ясно, в какой мере выражены сезонные и возрастные изменения фонда пигментов и фотосинтетической активности хвои. Это затрудняет выявление популяций деревьев с высокой степенью устойчивости к условиям произрастания, разработку мероприятий по повышению продуктивности лесных насаждений.

Чтобы ответить на эти вопросы, мы исследовали динамику содержания зеленых и желтых пигментов, их соотношение,  $\text{CO}_2$ -газообмен хвои привитых растений кедра европейского на плантации в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока.

#### **4.1. Условия и методика эколого-физиологических исследований**

Согласно данным Центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды Республики Коми, годы эколого-физиологических исследований (2006-2008 гг. и 2010 г.) заметно различались по метеорологическим условиям (табл. 6).

Вегетационный период 2006 г. отличался более низкими температурами и малым количеством осадков по сравнению с 2007 и 2008 гг., теплыми с умеренным количеством осадков. Период вегетации 2010 г. можно рассматривать как аномально теплый. Наиболее близким по температурному режиму к 2010 г. был летний период 2000 г. Средняя летняя температура 2010 г. была на 1-3 °C выше, чем за тот же период в 2001-2009 гг. В 2010 г. в самом теплом месяце июле средняя температура воздуха на 3.5 °C превышала среднемноголетний показатель (+16.8 °C).

Таблица 6

**Погодные условия в годы проведения  
эколого-физиологических исследований**

Месяц	2006 г.		2007 г.		2008 г.		2010 г.	
	Т, °С	Осадки, мм						
Январь	-18.2	28	-8.2	71	-11	38	-18.4	32
Февраль	-15.6	16	-19.4	19	-9.4	50	-16.4	16
Март	-8.0	30	-0.8	29	-3.1	50	-6.3	42
Апрель	2.4	20	2.3	60	1.5	53	4.6	22
Май	9.8	63	9.3	89	6.4	57	13.1	36
Июнь	18.2	52	11.5	34	14.6	40	14.0	97
Июль	14.6	81	19.1	149	19.0	88	20.3	30
Август	13.9	38	16.4	53	14.0	158	15.8	50
Сентябрь	9.0	78	8.8	41	6.7	53	8.0	36
Октябрь	0.2	74	3.3	29	4.4	44	2.2	45
Ноябрь	-6.7	51	-6.7	43	-0.3	67	-4.5	67
Декабрь	-4.8	70	-7.3	55	-5	46	-17.2	41

*Примечание:* таблица составлена по данным Гидрометеороbservатории г. Сыктывкар, Т – среднемесячная температура воздуха.

В 2006-2008 гг. среднелетние температуры составили соответственно 15.6, 15.7 и 15.9 °С. В 2010 г. количество дней с температурой выше 20 °С было наибольшим за последнее десятилетие (39 дней), а сумма летних температур составила 1532 °С, что на 5-20 % выше, чем по годам в период 2001-2009 гг.

Район исследований расположен в области избыточного увлажнения. За теплый период выпадает более 75 % осадков, что перекрывает величину испарения за год. Количество осадков в июне колеблется в пределах 20-104 мм, в июле – 30-124, а в августе – 14-105 мм (Климат Сыктывкара, 1986). Выпадение осадков было нестабильным по годам. В период с 2006 по 2008 г. наблюдали ежегодное увеличение количества осадков на исследуемой территории. В 2010 г. годовая сумма осадков была ниже нормы, резкое снижение выпадения осадков наблюдали во второй половине лета и осенью. С июля по октябрь 2010 г. выпало всего 160 мм осадков, что в 1.7-2 раза меньше, чем за аналогичный период 2006-2008 гг.

Для изучения газообмена, определения состава и содержания хлорофиллов и каротиноидов использовали образцы хвои разного возраста. Хвою отбирали с 5-10 деревьев, из средней

части кроны юго-западной экспозиции на высоте 1.5-2.0 м (фото 6, позиции 2 и 3).

Для изучения состава фотосинтетических пигментов (хлорофиллов и каротиноидов) образцы хвои сразу после отбора замораживали в жидком азоте и хранили в морозильной камере при  $-76^{\circ}\text{C}$ . Содержание фотосинтетических пигментов определяли спектрофотометрически на приборе UV-1700 («Shimadzu», Япония) в ацетоновой вытяжке при длинах волн – 662 и 644 нм (хлорофиллы) и 470 нм (каротиноиды). Долю хлорофиллов в светособирающем комплексе (ССК) рассчитывали по формуле  $[(\text{хл } b + 1.2 \text{ хл } b) / (\text{хл } a + \text{хл } b)]$ , исходя из того, что весь хлорофилл  $b$  находится в ССК, а соотношение хлорофиллов  $a/b$  в этом комплексе ССК равно примерно 1.2 (Lichtenthaler, 1987).

Разделение индивидуальных каротиноидов проводили методом ВЭЖХ с обращенной фазой (Кнауер, Германия) согласно (Gilmore, Yamamoto, 1991). Состояние дезоксидации виолак-сантина оценивали по соотношению  $[(Z+0.5An)/(V+An+Z)]$  (Shindler, Lichtenthaler, 1996).

Микроклиматические показатели в месте произрастания растений прививок кедрового дерева определяли с помощью метеостанции LI-1400 (Licor, США) и УФ-радиометра «ТКА-ПКМ» (Россия) (рис. 7).  $\text{CO}_2$ -газообмен и транспирацию хвои измеряли на портативной фотосинтетической системе ADC LCPPro+ (ADC, Англия). Для этого неотделенную хвою собирали в «пластинку» и экспонировали в контролируемых условиях в листовой камере (рис. 8).



Для изучения световой зависимости фотосинтеза хвою освещали красными и синими светодиодами в диапазоне фотосинтетически активной радиации (ФАР, 400-700 нм) от 0 до 2 тыс. мкмоль квантов/( $\text{м}^2\text{с}$ ). Световую кривую фотосинтеза получали, экспонируя хвою сначала в темно-

Рис. 7. Определение микроклиматических параметров в кроне кедрового дерева европейского с помощью метеостанции LI-1400 (Licor, США) и УФ-радиометра «ТКА-ПКМ» (Россия) (УОХ «Межадорское», 2 июня 2010 г.). Фото И.В. Далькэ.

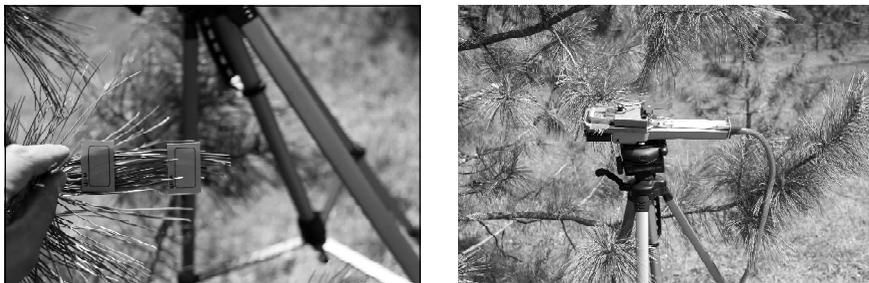


Рис. 8. Определение  $\text{CO}_2$ -газообмена и транспирации хвои кедра европейского. Показана подготовка образца (слева) для проведения измерений на портативной фотосинтетической системе ADC LCPG+ (Англия) (справа) (УОХ «Междорское», 2 июня 2010 г.). Фото И.В. Далькэ.

те. Затем хвою освещали минимальной ФАР до установления постоянной скорости и после освещенность ступенчато повышали до максимальной ФАР. Продолжительность экспозиции при каждой освещенности составляла около 10 мин. Параметры световой кривой определяли как описано в работе (Гармаш, Головки, 1997). Линейную функцию ( $y = ax + b$ ) строили с использованием коэффициента пересчета по трем точкам – величине отрицательного  $\text{CO}_2$ -газообмена и двум первым измеренным значениям положительного  $\text{CO}_2$ -газообмена. Величину светового компенсационного пункта (СКП) находили как освещенность, при которой скорость видимого поглощения  $\text{CO}_2$  равна нулю ( $P_n = 0$ ) (Тоолинг, 1984).

Эффективность использования воды хвоей (ЭИВ) оценивали по соотношению скорости видимого фотосинтеза и транспирации. Температурную зависимость поглощения  $\text{CO}_2$  изучали при насыщающей ФАР, равной 1 тыс. мкмоль квантов/( $\text{m}^2\text{s}$ ). Для измерения температурной зависимости видимого поглощения  $\text{CO}_2$  при каждой температуре использовали новые образцы хвои. При определении  $\text{CO}_2$ -газообмена, транспирации и сопряженных с ними показателей температура листа, заключенного в листовую камеру, превышала температуру в листовой камере не более чем на 1.5 °С. Другими словами, температура листа соответствовала температуре среды.

Определение пигментов проводили в пяти биологических повторностях.  $\text{CO}_2$ -газообмен измеряли у 7-10 независимых образцов. Нормальность распределения данных выборки определяли критерием Колмогорова и коэффициентом асимметрии. В таблицах и на рисунках представлена величина средней арифметической и выборочной ошибки средней.

## 4.2. Пигментный комплекс хвои

Изучение пигментного комплекса хвои представляет интерес для выявления особенностей адаптации хвойных деревьев к лесорастительным условиям произрастания. Известно, что от содержания основных фотосинтетических пигментов – хлорофиллов и каротиноидов – зависит интенсивность фотосинтеза. При фотосинтезе происходит превращение поглощенной фотосинтетическими пигментами лучистой энергии в энергию химических связей органического вещества. Фотосинтетические пигменты избирательно поглощают свет видимой части спектра. Их окраска определяется теми лучами, которые они пропускают или отражают. Главную роль играют зеленые пигменты – хлорофиллы, у высших растений присутствуют две формы хлорофиллов – Хл *a* и Хл *b*. Максимумы поглощения хлорофиллов лежат в красной (600-700 нм) и синей (400-500 нм) частях спектра. Оранжевый и желтый свет поглощаются хлорофиллами слабо, а зеленый не поглощается совсем. Желтые пигменты – каротиноиды – имеют максимумы поглощения в фиолетово-синей и синей областях спектра (400-500 нм). Они делятся на две большие группы: каротины и оксидированные производные каротина – ксантофиллы. Каротиноиды передают энергию возбуждения Хл *a*. Кроме светосбора, они выполняют защитную функцию, предохраняют хлорофиллы от фотоокисления при избыточном поглощении света. Свет улавливается хлоропластными пигментами, образующими комплексы на тилакоидах. Антенные или светособирающие комплексы (ССК) состоят из белков, включают весь Хл *b*, часть Хл *a* и каротиноиды. Поглощенная пигментами ССК энергия передается в реакционные центры (РЦ) на пару молекул Хл *a* и связанные с ними белки. Хл *a* в РЦ является электронным акцептором, который прямо участвует в фотосинтезе. Все другие пигменты функционируют как светосборщики. В состав РЦ входит менее 1 % хлорофилла растения.

Содержание и соотношение пигментов считается информативным показателем состояния фотосинтетического аппарата и может служить критерием при оценке фотосинтетической продуктивности растений. Процессы новообразования пигментов и формирования новых центров их биосинтеза в специальных локусах мембран хлоропластов протекают непрерывно, так как весь фонд хлорофилла постоянно обновляется. В физиологичес-

ких условиях полупериод жизни молекулы Хл составляет 6-50 ч. Скорость деградации Хл возрастает в стареющих листьях, а также в условиях, индуцирующих окислительный стресс (Willows, 2004). С этой позиции особый интерес представляют вечнозеленые виды растений, лидирующие по продолжительности жизни ассимиляционного аппарата.

Характер возрастной и сезонной динамики пигментного фонда пластид отражает не только связь с процессами роста и развития растительного организма, но и влияние внешних условий. Общее содержание хлорофиллов и каротиноидов в завершивших рост фотосинтезирующих органах дерева характеризуется относительным постоянством при оптимальных условиях произрастания, однако в процессе вегетации, при изменении микроклиматических условий содержание и соотношение пигментов в хлоропластах листа могут варьировать (Тужилкина, 2006; Силкина, Винокурова, 2009). У хвойных увеличение или уменьшение содержания пигментов происходит в зависимости от расположения хвои в кроне дерева, а также от возраста хвои (Эколого-биологические основы..., 1981).

**Содержание фотосинтетических пигментов в зависимости от положения хвои в кроне.** Согласно полученным данным, зрелая хвоя из разных участков кроны прививок кедра существенно не отличалась по содержанию пластидных пигментов, величине соотношения хлорофиллов *a* и *b*, хлорофиллов и каротиноидов (рис. 9; табл. 7). Наблюдалась тенденция к накоплению хлорофиллов в средней части кроны. Ранее было отмечено повышенное накопление пигментов в средней части кроны ели и сосны (Эколого-биологические основы..., 1981). В однолет-

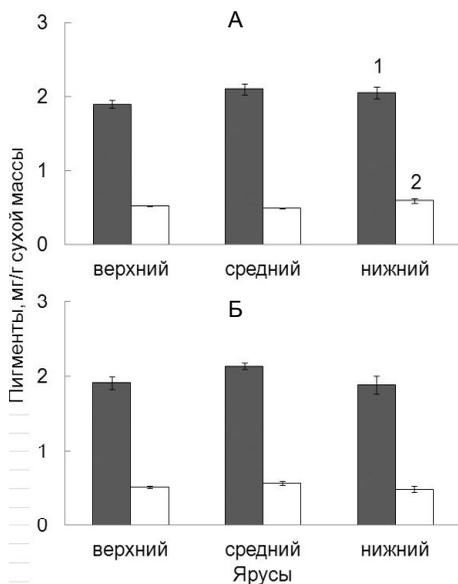


Рис. 9. Содержание хлорофиллов (1) и каротиноидов (2) в хвое первого (А) и второго (Б) лет жизни у прививок кедра европейского в зависимости от положения хвои в кроне, 19 мая 2008 г.

Таблица 7

**Параметры пигментного комплекса хвои разного возраста  
у прививок кедра европейского, УОХ «Межадорское» (2008 г.)**

Часть кроны	Возраст хвои	Хл <i>a/b</i>	Доля Хл в ССК, %	Хл/кар
Верхняя	Однолетняя	3.2±0.2	53	3.6±0.1
	Двухлетняя	3.0±0.1	57	3.7±0.1
Средняя	Однолетняя	2.7±0.2	59	4.2±0.2
	Двухлетняя	2.8±0.1	58	3.8±0.8
Нижняя	Однолетняя	3.1±0.1	54	3.5±0.1
	Двухлетняя	2.7±0.1	58	3.9±0.3

ней хвое образование пигментов шло интенсивнее в хвое из нижней и средней частей кроны, в двухлетней – в средней части (рис. 9). Для дальнейшего изучения пигментного комплекса нами была использована хвоя из средней части кроны. Именно на нее приходится наибольшее количество хвои.

**Содержание зеленых пигментов.** Многолетние определения пигментного комплекса показали, что содержание зеленых пигментов в хвое было сравнительно невысоким (ниже 3.5 мг/г сухой массы). В летний период (конец июня–начало июля) хвоя второго года характеризовалась максимальным накоплением хлорофиллов (в среднем 2.6 мг/г сухой массы) и в 1.5-2.0 раза превышала хвою первого и четвертого годов по этому показателю (табл. 8). Согласно нашим данным, в довольно жаркие летние месяцы (июнь-июль 2010 г.), по сравнению с этим же периодом 2007 г., в хвое синтезировалось больше Хл *a*. Низкое содержание Хл *b*, уменьшение доли хлорофиллов в ССК свидетельствуют о том, что под воздействием неблагоприятных температурных условий лета у кедр европейского происходит сни-

Таблица 8

**Содержание зеленых пигментов и их соотношение в хвое разного возраста  
у прививок кедр европейского, мг/г сухой массы**

Возраст хвои, год жизни	03.07.2007			29.06.2010		
	Хл <i>a+b</i>	Хл <i>a/b</i>	ССК, %	Хл <i>a+b</i>	Хл <i>a/b</i>	ССК, %
Первый	1.34±0.11	2.1±0.1	70.6	2.00±0.07	3.22±0.13	51.7
Второй	2.59±0.05	3.2±0.1	52.7	2.62±0.15	4.89±2.35	41.1
Третий	–	–	–	2.52±0.13	4.01±0.92	45.4
Четвертый	–	–	–	1.87±0.07	3.05±0.23	54.1

*Примечание:* прочерк – отсутствие определений.

жение светособирающей функции пигментного комплекса хвои. У близкородственного вида – сосны обыкновенной, произрастающей в высокогорных и степных районах Турции (Oncel e.a., 2004), концентрация зеленых пигментов была в среднем на 32–45 % выше, чем в хвое изученного нами в подзоне средней тайги кедра европейского.

**Годичная динамика содержания фотосинтетических пигментов.** Динамика накопления фотосинтетических пигментов позволяет проследить влияние внутренних и внешних факторов на интенсивность синтеза и деградации пигментов листа и оценить эффективность использования растением света. У кедр европейского нами были выявлены различия в содержании фотосинтетических пигментов в хвое разных лет жизни (рис. 10; табл. 9). Максимумы накопления хлорофиллов в хвое первого года жизни отмечали осенью (сентябрь) и в ранневесенний период. У хвои второго года жизни концентрация пигментов была наибольшей в летне-осенний и весенний периоды.

По имеющимся в литературе сведениям, у большинства хвойных видов растений сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов описывается кривой с более или менее выраженным максимумом (Ходасевич, 1982) или несколькими максимумами в течение года (Правдин, Щербина, 1961; Приалгаускайте, 1962; Новицкая и др., 1969; Linder, 1972). В ряде работ (Linder, 1972; Ottander e.a., 1995; Ensminger e.a., 2004; Martz e.a., 2007) сообщалось о снижении содержания хло-

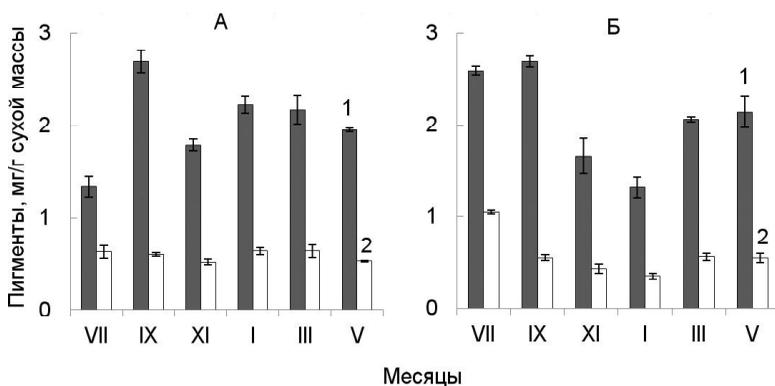


Рис. 10. Годичная динамика содержания хлорофиллов (1) и каротиноидов (2) в хвое первого (А) и второго (Б) лет жизни у прививок кедр европейского, июль 2007–май 2008 г.

Таблица 9

**Динамика содержания и соотношения пигментов  
в однолетней и двухлетней хвое у прививок кедр европейского  
в средней части кроны, УОХ «Межадорское», 2007-2008 гг.**

Дата	Возраст хвои	Хл a/b	Доля Хл в ССК, %	Хл/кар
03.07.07	Однолетняя	2.1±0.1	70.6	2.2±0.1
	Двухлетняя	3.2±0.1	52.7	2.5±0.1
14.09.07	Однолетняя	2.6±0.1	62.2	4.4±0.2
	Двухлетняя	2.6±0.1	61.3	4.9±0.4
13.11.07	Однолетняя	2.4±0.1	65.1	3.5±0.1
	Двухлетняя	2.3±0.1	67.6	3.9±0.1
15.01.08	Однолетняя	2.1±0.2	70.4	3.5±0.3
	Двухлетняя	2.0±0.1	75.0	3.7±0.1
20.03.08	Однолетняя	2.7±0.3	58.8	3.4±0.2
	Двухлетняя	2.6±0.3	60.9	3.7±0.2
22.05.08	Однолетняя	3.6±0.1	47.4	3.7±0.4
	Двухлетняя	3.1±0.1	54.5	3.9±0.1

рофиллов в хвое *Pinus sylvestris* и *Picea abies* зимой по сравнению с летним периодом.

Физиология фотосинтеза хвойных, являющихся основными представителями вечнозеленых бореальной зоны, своеобразна. На Севере сезон активной вегетации не превышает три-четыре месяца, но поглощение  $\text{CO}_2$  древесными вечнозелеными может осуществляться на протяжении шести и более месяцев (Болондинский, 2009). В наших условиях динамика содержания зеленых пигментов в хвое кедр не отличалась от таковой у древесных хвойных растений, произрастающих в условиях сравнительно мягкого континентального климата (Linder, 1972; Ottander e.a., 1995). Ранее изученные нами хвойные виды (*Abies sibirica*, *Juniperus communis*) к концу активной вегетации (сентябрь) также имели отчетливый максимум накопления хлорофиллов. В течение зимы отмечали их частичное разрушение (на 20-30 %). Восстановление фонда пигментов отмечали летом (Яцко и др., 2011). У кедр европейского, в отличие от пихты, накопление пигментов отмечали уже весной. По-видимому, свойство восстанавливать хлорофилл до необходимого для фотосинтеза уровня в ранневесенний период обусловлено генотипическими особенностями тех видов хвойных, которые приурочены к произрастанию в условиях мягкого континентального климата. К таким видам относится и изученный нами кедр европейский.

Хвойные относятся к группе растений, у которых побег будущего года формируется в почках возобновления до периода зимнего покоя. По наблюдениям некоторых авторов (Некрасова, 1972; Загирова, 1999), у видов рода *Pinus* интенсивный рост побегов отмечается в первой половине мая, а прекращается в первой половине июля. Хвоя является структурной единицей побега у хвойных растений. Формирование хвой происходит после выхода побега из почечных чешуй в июне, уже при достаточно высоких положительных температурах воздуха. Рост хвой заканчивается к середине июля, одновременно с прекращением роста побегов. Рост хвой в целом зависит от интенсивности фотосинтеза: чем больше продуктов фотосинтеза направляется на развитие хвой, тем больше скорость ее роста (Бенькова, Шашкин, 2003).

На рис. 10, А представлена динамика содержания Хл *a* и *b* в хвое первого года жизни прививок кедр европейского в расчете на сухую массу в период с июля текущего года по май следующего года. По полученным нами данным, рост хвой первого года жизни сопровождался накоплением хлорофиллов, максимальные концентрации которых отмечались в сентябре. Такой ход изменения содержания пигментов в основном был свойственен хвое первого (текущего) года жизни и обусловлен ростовыми процессами хвой и побега, интенсивно протекающими в летний период. С завершением ростовых процессов к осени (сентябрь) в хвое первого года жизни концентрация зеленых пигментов увеличивалась, однако в ноябре с наступлением отрицательных температур (до  $-7^{\circ}\text{C}$ ) происходила окислительная деструкция хлорофилла под влиянием условий среды. В зимне-ранневесенний период содержание хлорофиллов в хвое возрастало и составляло 2.0-2.2 мг/г, но было заметно ниже (на 35 %), чем в сентябре. Сходные изменения в содержании зеленых пигментов отмечали в листьях других хвойных видов – *Pinus sylvestris* (Ottander e.a., 1995), *Cryptomeria japonica* (Han, Mucai, 1999).

По данным (Ottander e.a., 1995), накопление хлорофилла в однолетней хвое сосны обыкновенной сопровождалось перестройкой тилакоидной системы хлоропластов. По мнению шведских ученых, снижение содержания зеленых пигментов в октябре обусловлено уменьшением прочности связи хлорофилла с пигмент-белковым комплексом в хлоропластах. В зимний период оставшийся хлорофилл агрегировался со специфическими по-

липептидами. Это обеспечивало безызлучательное рассеивание избыточной световой энергии, поглощенной хлорофиллом, и, согласно Н.Г. Бухову (2004), служило краткосрочным механизмом адаптации растений к изменению условий. В апреле содержание хлорофилла в однолетней хвое сосны возрастало за счет реорганизации агрегированных молекул и возобновления биосинтеза хлорофилла. Сокращение содержания зеленых пигментов осенью и их агрегирование зимой позволяло растениям *Pinus sylvestris* сохранить пул хлорофиллов в защищенном состоянии, обеспечивая восстановление фотосинтеза весной (Ottander e.a., 1995). Уменьшением концентрации хлорофилла в хвое сосны обыкновенной с сентября по начало апреля ряд исследователей объясняли явление «выцветания» светособирающих хлорофилл-белковых комплексов (Кривошеева, Шавнин, 1988; Цельникер и др., 1993; Krivosheeva e.a., 1996).

Анализ динамики содержания фотосинтетических пигментов в двухлетней хвое прививок кедр европейского показал (рис. 10, Б) сравнительно высокое содержание зеленых пигментов (почти до 3 мг/г сухой массы) в июле-сентябре. Снижение содержания хлорофилла происходило в период перехода к покою, задолго до наступления морозного периода. По-видимому, осенне-зимнее снижение концентрации хлорофиллов в хвое второго года жизни обусловлено частичным разрушением пигмент-белковых комплексов и торможением биосинтеза в результате снижения активности ферментов. На примере ели европейской (*Picea abies*), произрастающей в условиях среднетаежной подзоны, Н.В. Ладанова и В.В. Тужилкина (1992) показали, что осенью, задолго до наступления фотоингибирующих условий зимнего и весеннего периодов, в мезофильных клетках хвои ели изменяются размеры, форма и дислокация зеленых пластид. Они перемещаются к центральной части клетки и группируются вокруг ядра, что снижает поглощение световой энергии (Барская, 1964). По полученным нами данным (рис. 10, Б), в январе содержание пигментов в двухлетней хвое кедр европейского снизилось вдвое. Усиление синтеза пигментов относительно их распада приводило к увеличению пула пигментов с наступлением весны. Наблюдаемое нами весеннее повышение концентрации фотосинтетических пигментов в хвое второго года жизни отражает возобновление биосинтетических процессов. В работах (Новицкая, 1978; Oquist, 1982; Шавнин, Фомин, 1993; Ottander e.a., 1995) показано, что при переходе к весенней ве-

гетации (конец апреля-май) в хвое сосны обыкновенной отмечали повышение гранальности хлоропластов, изменение липидного состава мембран и восстановление ССК.

Выявлены существенные возрастные и сезонные различия в соотношении хлорофиллов *a* и *b* (табл. 9). В летний период (июль) у хвои второго года величина соотношения хлорофиллов *a/b* (2.7-3.2) была в 1.5-2.0 раза больше, чем у хвои первого года жизни. При этом в однолетней хвое отмечали более высокую долю хлорофилла *b* (32-42 % от суммы хлорофиллов), что свидетельствует о большей емкости светособирающего комплекса (ССК) и усилении светосбора. В остальные месяцы доля хлорофилла в ССК была ниже (21-28 %). Следует отметить, что в однолетней хвое содержание хлорофилла *b* подвергалось менее резким изменениям в течение сезона, за исключением повышения его содержания в летние месяцы. В условиях теплого климата Западной Европы зимой в большей степени деструкции подвергается хлорофилл *a*, ассоциированный с двумя фотосистемами, а не со светособирающим *a/b* комплексом (Martin e.a., 1978). Таким образом, наши результаты демонстрируют сезонную цикличность в изменении содержания пигментов в однолетней и двухлетней хвое привитых деревьев кедра европейского.

**Сезонная динамика содержания фотосинтетических пигментов.** Нами была изучена динамика зеленых пигментов хвои разных лет жизни у прививок кедра европейского в летне-осенний период (рис. 11). Согласно полученным данным, в довольно жаркий и засушливый вегетационный период 2010 г. (см. табл. 6) в расчете на сухую массу максимальное содержание хлорофиллов было отмечено в однолетней хвое в сентябре, в двух- и трехлетней – в июне-июле. С увеличением возраста хвои наблюдалось уменьшение содержания хлорофиллов. Максимальные концентрации хлорофиллов в хвое первого года были приурочены к периоду окончания интенсивного роста хвои, в хвое второго и третьего лет жизни – обусловлены активацией фотосинтетической деятельности хлоропластов.

Низкие концентрации хлорофиллов в расчете на сухую массу коррелируют с увеличением ассимиляционного числа (АЧ – отношение интенсивности фотосинтеза к единице хлорофилла). На протяжении вегетации величина АЧ у однолетней хвои составляла 0.8-1.9 мг CO<sub>2</sub>/(мг хл ч), у двухлетней находилась в пределах 1.5-3.0, у трехлетней достигала 5 мг CO<sub>2</sub>/(мг хл ч) в начале июня. Следовательно, по сравнению с однолетней хвоей

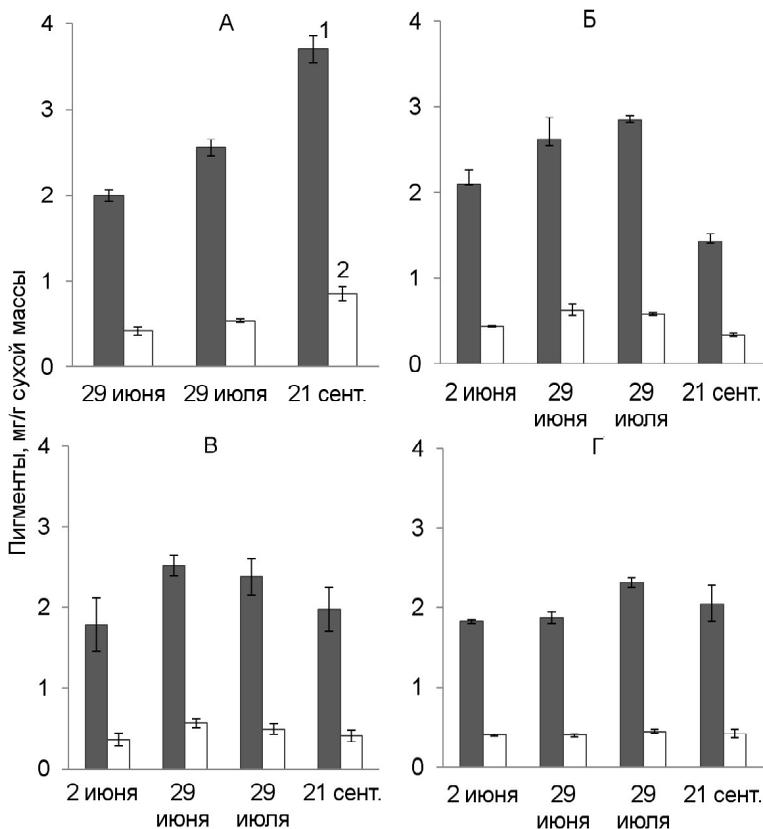


Рис. 11. Сезонная динамика содержания хлорофиллов (1) и каротиноидов (2) в хвое первого (А), второго (Б), третьего (В) и четвертого (Г) годов жизни у растений кедр европейского, 2010 г.

текущего года у двух- и трехлетней хвои в поглощении энергии для ассимиляции единицы  $\text{CO}_2$  участвовало меньшее количество хлорофилла.

Хвоя разных лет жизни незначительно отличалась по соотношению хлорофиллов  $a/b$  и количеству пигментов в ССК (табл. 10). Величина соотношения хлорофиллов  $a/b$  у хвои первого и четвертого годов жизни составляла 2.7-3.4, что указывает на приспособленность их фотосинтетического аппарата к затенению. У хвои второго и третьего годов величина Хл  $a/b$  варьировала в более широком диапазоне (3.0-4.9). Возрастание величины соотношения Хл  $a/b$  обусловлено уменьшением содержания хлорофилла  $b$ .

Таблица 10

**Динамика изменения соотношений пигментов и доли хлорофилла в светособирающем комплексе в хвое разного возраста у прививок кедра европейского (УОХ «Межадорское», 2010 г.), мг/г сухой массы, (n = 4)**

Дата	Год жизни хвои	Хл <i>a/b</i>	Доля хлорофилла в ССК, %	Хл/кар
02.06.10	2	3.05±0.29	55.5	4.59±0.26
	3	2.84±0.16	56.9	5.16±0.29
	4	2.91±0.06	56.8	4.69±0.07
	5	3.17±0.51	52.6	4.34±0.46
29.06.10	1	3.22±0.13	51.7	5.04±0.45
	2	4.89±2.35	41.1	3.62±0.87
	3	4.01±0.92	45.4	4.38±0.43
	4	3.05±0.23	54.1	4.83±0.09
29.07.10	1	3.38±0.08	50.0	4.71±0.04
	2	3.22±0.18	52.7	4.85±0.10
	3	2.99±0.58	55.5	5.11±0.30
	4	3.16±0.23	53.3	5.29±0.25
21.09.10	1	2.72±0.07	59.5	4.54±0.25
	2	2.99±0.20	55.4	4.18±0.22
	3	2.99±0.58	56.7	5.11±0.30
	4	3.35±0.08	50.4	5.00±0.04

Размер светособирающей антенны варьировал у хвои разных лет жизни в пределах 41-59 % от суммы зеленых пигментов. Принадлежность большей части хлорофиллов к ССК свидетельствует о хорошо развитой светопоглощающей системе пигментного комплекса и компенсирует общий низкий уровень накопления зеленых пигментов в хвое кедра европейского.

Таким образом, установлено, что хвоя кедра европейского в среднетаежной зоне накапливала хлорофиллов от 1.8 до 3.7 мг/г сухой массы. Наибольшее содержание пигментов зафиксировано у хвои второго года, наименьшее – четвертого года жизни. Выявлена годичная и сезонная динамики фонда зеленых пигментов. У хвои первого года жизни количество хлорофиллов повышалось осенью и снижалось к весне на 20-25 %. У хвои второго и третьего годов жизни содержание хлорофиллов было максимальным в летний период (июль) и снижалось к осени-началу зимы. Уменьшение содержания хлорофилла в хвое второго и третьего годов жизни в сентябре, по-видимому, обусловлено подготовкой к осенне-зимним условиям и/или на-

чалом процесса старения хвои. Сходные данные для хвои *Pinus cembra* получены в работе швейцарских ученых (Nebel, Matile, 1992), которые обнаружили сокращение фонда зеленых пигментов уже с середины августа в результате процесса старения хвои. В отличие от изученного нами кедр европейского, также произрастающие в среднетаежной зоне виды хвойных (ель обыкновенная, пихта сибирская) накапливали зеленые пигменты к осени, за зиму они частично разрушались и в ранневесенний период отмечали минимальные размеры пула хлорофиллов (Яцко и др., 2009, 2011).

**Содержание желтых пигментов.** Каротиноиды играют важную роль в фотосинтезе, выполняют важнейшие физиологические функции: светособирающую (служат дополнительными пигментами в процессе поглощения солнечной энергии), фотозащитную (как тушители возбужденного состояния хлорофилла, активных форм кислорода) и структурную (в качестве обязательных компонентов фотосинтетических мембран) (Demmig-Adams, Adams, 1992; Cuttriss, Pogson, 2004; Ладыгин, Ширшикова, 2006).

Нами установлены закономерности изменения содержания каротиноидов в хвое первого и второго годов жизни у прививок кедр европейского (см. рис. 10). Изменения пула каротиноидов в молодой хвое были выражены слабо, небольшое снижение концентрации желтых пигментов отмечено в осенний период. Однолетняя хвоя накапливала каротиноидов в среднем 0.5-0.6 мг/г сухой массы. У хвои второго года жизни максимум содержания желтых пигментов, 1.1 мг/г сухой массы, отмечали в июле. К середине сентября их фонд снизился почти вдвое и продолжал уменьшаться зимой. В январе концентрация каротиноидов в двухлетней хвое не превышала 0.4 мг/г сухой массы. Возобновление синтеза желтых пигментов наблюдали с наступлением весны. Уже в марте содержание желтых пигментов было на 30 % выше, чем в январе.

Анализ динамики содержания каротиноидов в течение вегетационного периода (май-сентябрь) показал, что сумма желтых пигментов в хвое разных лет жизни не оставалась постоянной (см. рис. 11). Существенное, в 1.3-1.5 раз, накопление каротиноидов отмечали в хвое текущего года к осени, что, вероятно, связано с завершением процессов ее формирования. Максимум содержания желтых пигментов в хвое второго и третьего годов жизни приходился на летний период (июнь-июль). К осе-

ни в них происходило заметное падение уровня каротиноидов. У четырехлетней хвои содержание каротиноидов более стабильно, но уровень их заметно ниже, чем у молодой хвои. По данным некоторых авторов (Nebel, Matile, 1992), наблюдаемая у кедра европейского в высокогорном поясе Швейцарии редукция желтых пигментов была обусловлена старением хвои. По-видимому, с возрастом хвои нарушается баланс между скоростью обновления пула пигментов и распадом.

Важным показателем пигментного аппарата растений является соотношение между количеством хлорофилла и каротиноидами. Как известно, оно может колебаться в широких пределах и часто зависит от свето-температурных условий местообитания вида. Анализ годичной и сезонной динамики пигментов позволил обнаружить соответствие между количеством зеленых и желтых пигментов в фотосинтетическом аппарате кедра европейского. Соотношение зеленых и желтых пигментов в фотосинтетическом аппарате растений варьировало в диапазоне 3.6-5.3. Относительное содержание желтых пигментов увеличивалось в зимние месяцы, когда пул зеленых пигментов уменьшался в результате окислительной деструкции. В целом, наши данные указывают на сравнительно невысокое содержание каротиноидов в хвое кедра европейского. По содержанию фотосинтетических пигментов и величине соотношения хлорофиллы/каротиноиды хвоя кедра европейского существенно не отличалась от хвои произрастающего на европейском Северо-Востоке кедра сибирского (Golovko e.a., 2011). Каротиноиды как компоненты антенного комплекса способствуют более эффективному использованию солнечной радиации в течение короткого северного лета и защищают фотосинтетический аппарат от фотодинамической деструкции в зимний период.

Анализ динамики содержания индивидуальных каротиноидов представляет интерес с позиции их полифункциональности. Каротиноиды реакционных центров ( $\beta$ -каротин) и светособирающих комплексов (лютеин (Лют) и неоксантин (Нео)) защищают фотосинтетический аппарат от фотоокислительного повреждения путем гашения триплетного состояния молекул хлорофилла (Frank, Cogdell, 1993; Ладыгин, 2000; Стржалка и др., 2003). Ключевым механизмом защиты фотосинтетического аппарата от фотоингибирования на уровне пигментного комплекса является виолаксантиновый цикл (ВКЦ), компоненты которого: виолаксантин (Вио), антраксантин (Ант) и зеаксан-

тин (Зеа), способны рассеивать избыточную энергию в виде тепла (Demmig, Bjorkman, 1987).

**Хроматографический анализ (ВЭЖХ)** показал (рис. 12), что в летний период (июль) хвоя кедр европейского характеризовалась наличием полного спектра каротиноидов. В зависимости от возраста хвои содержание желтых пигментов варьировало в пределах 400-600 мкг/г сухой массы. Пул каротиноидов в пигментном аппарате хвои был представлен в основном ксантофиллами, на долю которых приходилось в среднем 75 % всех желтых пигментов. Содержание  $\beta$ -каротина находилось в пределах 20-30 %. Согласно Oncel e.a. (2004), для ряда хвойных (*Abies nordmanniana*, *Pinus sylvestris*, *Juniperus oxycedrus*) характерно высокое содержание  $\beta$ -каротина. Среди ксантофиллов большую часть составлял лютеин (около 40 %). Неоксантин присутствовал постоянно и в небольшом количестве (11-13 %). Пигменты виолаксантинового цикла (виолаксантин, зеаксантин и антероксантин) в сумме составляли 20-22 %, при этом доля виолаксантина была в пять-шесть раз больше, чем зеаксантина.

Наличие антераксантина и зеаксантина в хвое второго года (июнь-июль) указывает на протекание прямой (световой) реакции деэпоксида-

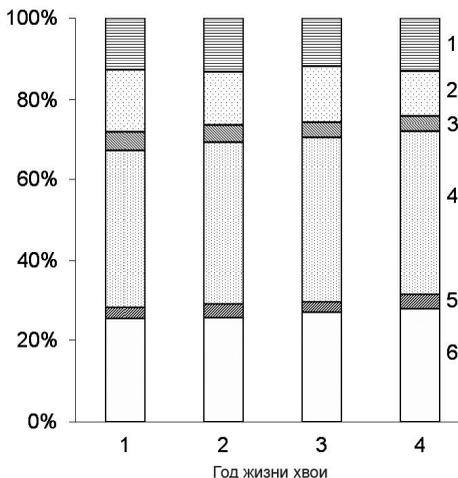


Рис. 12. Относительное содержание каротиноидов в хвое разного возраста у прививок кедр европейского, июль 2010 г. Пигменты: 1 – неоксантин, 2 – виолаксантин, 3 – антераксантин, 4 – лютеин, 5 – зеаксантин, 6 –  $\beta$ -каротин.

реакции деэпоксидации пигментов ксантофиллового цикла. Зеаксантин играет ведущую роль в защите пигментного аппарата от фотодеструкции. Он способен перехватывать от возбужденного хлорофилла избыточную энергию и рассеивать ее в виде тепла (Demmig-Adams, Adams, 1992). Из всех ксантофиллов только зеаксантин и  $\beta$ -каротин способны принимать энергию от возбужденного хлорофилла (Phillip e.a., 1995). Молекулы виолаксантина в составе ССК способствуют стабилизации состояния

комплекса, направленного на светосбор, тогда как молекулы зеаксантина, встраиваясь в структуру ССК, изменяют его конформацию таким образом, что возможно более эффективное рассеивание поглощенной Хл избыточной световой энергии (Наваух е.а., 2000).

Исходя из содержания и соотношения ксантофиллов виолаксантинового цикла, можно заключить, что в жаркий летний период (конец июля) уровень дезоксидации пигментов ВКЦ в хвое разного возраста был достаточно высоким, от 20 до 30 % (табл. 11). Более низкие значения дезоксидации пигментов были отмечены нами в ранневесенний период (март) и осенью (сентябрь). В подзоне средней тайги европейского Северо-Востока выращенные на плантации привитые деревья кедра европейского находились в разреженных посадках и получали полный солнечный свет. Для защиты от прямой солнечной инсоляции и повреждения ассимилирующего аппарата ксантофилл зеаксантин присутствовал в хвое кедра постоянно.

В отличие от кедра европейского, у изученных ранее трех видов хвойных (*Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Juniperus communis*), произрастающих в среднетаежной зоне в ельнике зеленомошном, где освещенность была низкой, максимальные значения дезоксидации пигментов ВКЦ имели место зимой и ранней весной (Яцко и др., 2011). По данным (Ottander e. a., 1995), в молодой хвое растений *Pinus sylvestris*, произрастающих в условиях Швеции, наибольшие концентрации пигментов ВКЦ отмечали в конце зимы–начале весны (февраль–март), когда

Таблица 11  
Сезонная динамика дезоксидации пигментов ВКЦ  
в хвое разных лет жизни, 2010 г., %

Дата отбора хвои	Год жизни			
	Первый	Второй	Третий	Четвертый
27.03	–	10.6	17.2	Не определяли
10.05	–	29.5	21.1	Не определяли
02.06	–	21.8	32.2	18.7
29.06	22.9	13.0	17.5	13.9
29.07	21.5	26.8	21.6	29.4
21.09	6.5	25.6	8.6	8.0

Примечание: прочерк – отсутствие вновь сформировавшейся хвои первого года в этот период.

температура воздуха составляла  $-15...-20^{\circ}\text{C}$ . Это совпадало с минимальным уровнем эпоксидации пигментов ВКЦ (обратным превращением зеаксантина в виолаксантин). Подобную динамику содержания пигментов ВКЦ наблюдали у растений *Pinus sylvestris*, произрастающих в условиях Западной Сибири (Ensminger e.a., 2004), и у *Taxus media* (Verhoeven e.a., 2005). Возрастание пула виолаксантина, антераксантина и зеаксантина в холодный период года связано с защитной функцией компонентов ВКЦ.

Однако, когда при низких температурах функционирование ВКЦ бывает затруднено (Han e.a., 2003; Normaetxe, 2004, 2005), на первый план выходит работа вторичных каротиноидов (родаксантина и эшольциоксантина), являющихся продуктом окисления зеаксантина. По данным О.А. Шерстневой с сотр. (2008), в ранневесенний период у трех вечнозеленых видов (*Pashysandra terminalis*, *Thuja occidentalis*, *Buxus sempervirens*), интродуцированных в Ботаническом саду БИН РАН (Санкт-Петербург), избыточная освещенность и низкие температуры вызывали возрастание концентрации пигментов – участников ВКЦ и/или накопление вторичных каротиноидов. Эти видоспецифичные пигменты способны выполнять функцию пассивных световых фильтров, защищая тем самым фотосинтетический аппарат от фотодеструктивных процессов (Normaetxe e.a., 2005; Маслова и др., 2009), а также участвовать в стабилизации тилакоидных мембран и защите клетки от окислительного стресса (Miller e.a., 1996).

Основные характеристики пигментного комплекса растения определяются условиями окружающей среды, однако немаловажное значение имеют генотипические особенности растения и закономерности его онтогенетического развития (Любименко, 1963). Нами изучено состояние пигментного комплекса привитых деревьев кедр европейского, произрастающих в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока, где жизнедеятельность растений протекает при неблагоприятных погодных условиях и подвержена влиянию резких колебаний температуры и освещенности. Полученные в ходе исследования данные по содержанию фотосинтетических пигментов в ассимилирующих органах кедр европейского свидетельствуют о различиях между хвоей разного возраста по мощности пигментного аппарата. Хвоя привитых деревьев кедр европейского в среднетаежной зоне накапливала хлорофиллы от 1.8 до 3.7 мг/г,

каротиноидов – 0.4-1.0 мг/г сухой массы. Наибольшее содержание пигментов зафиксировано у хвои второго года, наименьшее – четвертого года жизни. Выявлены закономерности сезонных изменений количества и соотношения фотосинтетических пигментов. Установлено, что под воздействием неблагоприятных температурных условий зимы в хвое возрастает светособирающая функция пигментного комплекса. Сохранение в хвое достаточного количества фотосинтетических пигментов в зимний и весенний периоды года является одним из приспособлений к произрастанию в северных широтах, поскольку снижает затраты веществ и энергии на ежегодное формирование ассимиляционного аппарата в условиях неблагоприятных температур и низкого плодородия почв.

### 4.3. Фотосинтетическая активность хвои кедр европейского

Интенсивность фотосинтеза и продуктивность растительно-го покрова во многом зависят от количества поглощенной ассимилирующими органами солнечной радиации. Поэтому особый интерес представляют данные о прохождении светового потока через крону деревьев.

Определение микроклиматических показателей в весенний и летний периоды показало равномерное распределение падающей солнечной радиации по поверхности кроны прививок кедр европейского (фото 6, табл. 12). По результатам, полученным с помощью радиометрических и фотометрических датчиков, уровень глобальной солнечной радиации в естественных условиях составил от 700-1000 Вт/м<sup>2</sup>. Максимальное количество падающей фотосинтетически активной радиации (ФАР) достигало 1900 мкмоль квантов/м<sup>2</sup>с. В начале июня 2010 г. температура воздуха днем поднималась до 27 °С. В теплые дни температура почвы под кроной дерева на глубине 5 см была существенно ниже температуры воздуха и не превышала 15 °С.

У древесных растений свет является одним из основных факторов, определяющих градиенты физиологических процессов (фотосинтез) и структурных преобразований. Причиной отсутствия единой точки зрения по поводу влияния света на разнообразные ответы растения могут быть индивидуальные особенности дерева, влияние экологических условий роста, экспериментальных подходов (Малкина, 1978; Загирова, 1999; Молчанов, 2007).

Таблица 12

**Радиационный режим в кроне кедр европейского  
(УОХ «Межадорское», 2 июня 2010 г.)**

Область кроны (номер участка)	Солнечная радиация, 400-1100 нм, Вт/м <sup>2</sup>	Поверхностная плотность потока квантов ФАР, 400-700 нм, мкмоль/м <sup>2</sup> с	Доля ФАР от солнечной радиации, %	Доля суммы УФ от солнечной радиации, %
1	725±134	1270±247	38	1.9
2	994±14	1877±18	41	
3	288±27	741±119	56	
4	718±37	1475±99	45	
5	280±22	630±46	49	

*Примечание:* номер участка измерения в кроне соответствует положению на фото 6. Во время определений температура воздуха составила 27±0.7 °С, температура почвы на глубине 5 см – 13±0.7 °С, относительная влажность воздуха 49±2 %. Для перевода значений ФАР из мкмоль/м<sup>2</sup>с в Вт/м<sup>2</sup> и расчета доли ФАР от солнечной радиации использовали коэффициент 4.6 (Principles of Radiation Measurements, LICOR Inc.).

Как уже было отмечено, кедр европейский формирует крону конусовидно-овальной формы, что обусловлено соотношением энергии роста центрального и боковых побегов на разной высоте ствола (см. гл. 3, табл. 2). Ингибирующее влияние главного побега на рост боковых зависит от генетических и физиологических свойств растения, его возраста, экологических факторов (Минина, Третьякова, 1983). Рассматривая строение сформированной кроны взрослого дерева с учетом светового режима, следует отметить, что поступление фотосинтетически активной радиации (ФАР) к поверхности кроны зависело прежде всего от фотопериода и интенсивности солнечного излучения (участки 1, 2, 4; табл. 12). В глубине кроны рядом со стволом дерева с увеличением взаимного затенения хвои плотность светового потока снижалась в 2.0-2.5 раза (участки 3, 5; табл. 12). В ясные дни количество ФАР, поступающей на поверхность кроны (участки 1, 2, 4; табл. 12), равнялось 38-45 % от общей видимой части излучения. Это чуть ниже нормы, которая составляет для ФАР в общем световом потоке около 50 % (Эдвардс, Уокер, 1986). Несмотря на снижение освещения к центру кроны, доля ФАР в общем световом потоке увеличивалась до 56 %. Таким образом, архитектура охвоенных побегов позволяла оптимально пропускать и эффективно использовать падающую радиацию в разных по глубине участках кроны: на периферии, в центре, около ствола дерева. Доля суммарного

УФ-излучения, попадающего на периферию и в глубину кроны, сохранялась на постоянном уровне и не превышала естественных величин – около 2 % от общей солнечной радиации (табл. 12).

Световой режим в насаждениях кедра европейского характеризуется большей пропускной способностью, чем природные древостои. В условиях подзоны средней тайги через полог сосново-елового древостоя проходит не более 17 % падающей солнечной радиации (Галенко, 1983). В кроне сосен поступление света варьирует от 40 % в нижнем ярусе и до 70 % – в верхнем (Загирова, 1999). За малооблачный день сосняки подзоны южной тайги всем пологом эффективно поглощают 82 % падающей солнечной радиации (Молчанов, 2007). По сравнению с другими хвойными (ель обыкновенная, пихта сибирская) сосна обыкновенная более светолюбива, что отражается в особенностях структурной организации ассимиляционного аппарата и фотосинтетической активности. В подзоне средней тайги хвоя сосны из верхней части кроны незначительно отличалась от хвои из верхних и средних участков по размерам, числу устьиц, относительным гистологическим показателям (Загирова, 2007).

Структура листа растений тесно связана с его функциональными свойствами. Величина удельной поверхностной плотности листьев (УПП) – отношение массы листа к его площади, помимо генотипических особенностей, отражает влияние световых и эдафических условий среды. У кедра европейского величина УПП хвои составляла от 1.5 до 2.5 г/дм<sup>2</sup> (рис. 13, табл. 13). УПП молодой и старой хвои первого, третьего и четвертого годов жизни была, как правило, ниже, чем у зрелой хвои второго года жизни. Независимо от возраста УПП хвои повышалась в середине лета, а к осени – снижалась. Максимальное

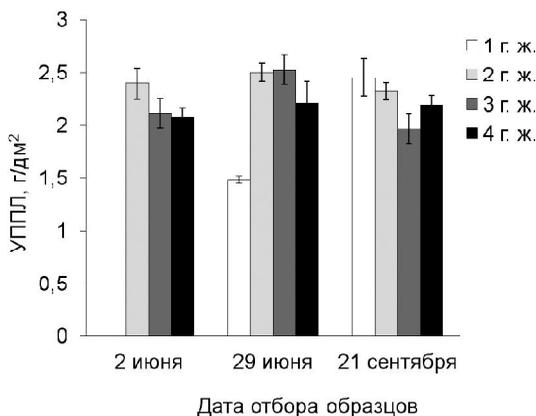


Рис. 13. Динамика удельной поверхностной плотности (УПП) разного возраста хвои растений кедра европейского (УОХ «Межадорское», 2010 г.).

Таблица 13

**Величина удельной поверхностной плотности хвои кедр европейского  
(УОХ «Межадорское», 2010 г.), г/дм<sup>2</sup>**

Дата отбора образцов	Возраст хвои, год			
	Первый	Второй	Третий	Четвертый
2 июня	–	2.39±0.14	2.11±0.14	2.08±0.09
29 июня	1.48±0.03	2.50±0.09	2.52±0.14	2.21±0.20
21 сентября	2.45±0.18	2.32±0.08	1.97±0.14	2.19±0.09

*Примечание:* прочерк – определения не проводились.

снижение величины данного показателя (до 2 г/дм<sup>2</sup>) отмечали у трех- и четырехлетней хвои. У молодой хвои первого года жизни, которая быстро прирастала и накапливала сухую массу, к концу сентября отношение сухой массы к площади хвои увеличилось в 1.6 раза и составило 2.45 г/дм<sup>2</sup> (табл. 13).

УПП листа и ее обратная величина – удельная листовая поверхность (1/УПП) – являются интегральными показателями широкого экологического содержания, которые можно считать нормативными признаками отдельных лесообразующих пород (Уткин и др., 2008). Для хвойных видов растений характерна сложная картина возрастных изменений листового аппарата. Хвоя текущего года наиболее изменчива по этому показателю. Вариации УПП от возраста хвои могут достигать 10 %, а от глубины полога – более 70 (Beets, Lane, 1987). УПП хвои растений *Pinus sibirica* в Сибири составила 2.4 г/дм<sup>2</sup> (Поздняков и др., 1969). Показано, что УПП *Pinus cembra* в Центральных Тирольских Альпах изменялась от 2.3 до 2.7 г/дм<sup>2</sup> с увеличением высоты над ур. м. от 1950 (лесной пояс) до 2175 м (криволесье) (Wieser e.a., 2010). По данным других авторов, УПП хвои кедр европейского оставалась практически постоянной (2.0-2.2 г/дм<sup>2</sup>) на высотах от 570 до 2300 м и не зависела от возраста хвои (Li e.a., 2006).

Накопление сухого вещества на площадь хвои обеспечивает повышение содержания фотосинтетических ферментов и эффективность работы фотосинтетического аппарата в суровых климатических условиях (Bencke e.a., 1981; Hurlin, Marshall, 2000; Richardson e.a., 2001; Wieser e.a., 2010). Сочетание высокой УПП и концентрации азота особенно важно для поддержания фотосинтеза на границе распространения растений, в напряженных условиях среды, где ассимиляция может быть ограни-

чена коротким вегетационным периодом, температурами, влажностью, ветрами.

Обмен углекислого газа со средой является одним из основных внешних проявлений жизнедеятельности растений. Фотосинтетический газообмен тесно связан с биологической продуктивностью отдельных растений и всей экосистемы, в которой им принадлежит ключевая роль первичных продуцентов. Эколого-физиологический подход в изучении фотосинтеза и сопряженных с ним процессов является основой для обсуждения и понимания потоков вещества и энергии.

Для того, чтобы охарактеризовать изменения способности хвой кедра в течение вегетационного сезона ассимилировать углекислоту, были определены скорости видимого фотосинтеза, дыхания, зависимость  $\text{CO}_2$ -газообмена от температуры и света. Определение  $\text{CO}_2$ -газообмена и транспирации растений проводили в естественных условиях на интактной хвое и в лабораторных условиях на отделенной хвое.

В естественной среде газообмен растений определяется факторами среды, структурой и состоянием ассимилирующего аппарата. В реальных условиях организмы подвергаются воздействию сочетания факторов и их функциональные ответы могут быть более разнообразными, чем в лабораторном эксперименте.

В начале июня 2010 г. в дневные часы хвоя испытывала совместное действие высокой температуры и освещения (табл. 14). Следует отметить, что сочетание высокой интенсивности освещения и температуры воздуха прогревало хвою до температуры 35-37 °С. При этом хвоя сохраняла положительный газооб-

Таблица 14

**Интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена и транспирации хвой кедра европейского в естественных условиях при температуре хвой 36 °С (УОХ «Межадорское», 2 июня 2010 г.)**

Возраст хвой, год жизни	ФАР	С	Фв	Дт	Ит	ЭИВ
Второй	1030±73	319±10	2.62±0.24	-4.85±0.47	2.83±0.11	1.02±0.11
Третий	815±59	308±14	3.00±0.46	-3.19±0.28	2.63±0.09	1.00±0.22
Четвертый	1434±67	293±15	2.19±0.26	-2.20±0.17	1.83±0.07	1.26±0.15

*Примечание:* здесь и в табл. 15, 16: ФАР – плотность потока фотосинтетически активной радиации,  $\text{мкмоль/м}^2\text{с}$ ; С – концентрация  $\text{CO}_2$  в межклетниках,  $\text{врп} \equiv \text{мкмоль/моль}$ ; Фв – интенсивность видимого фотосинтеза,  $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ ; Дт – дыхание,  $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ ; Ит – интенсивность транспирации,  $\text{ммоль H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$ ; ЭИВ – эффективность использования воды (Фв/Ит),  $\text{мкмоль CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$ .

мен и имела достаточно высокую фотосинтетическую активность. Скорость ассимиляции варьировала в зависимости от возраста хвои в пределах от 2 до 3 мкмоль  $\text{CO}_2/(\text{м}^2\text{с})$ . Измерения скорости выделения  $\text{CO}_2$  в темноте показали, что дыхание хвои было сопоставимо с видимым фотосинтезом. Отсюда можно сделать вывод, что скорость истинного фотосинтеза хвои могла достигать 4-7 мкмоль  $\text{CO}_2/(\text{м}^2\text{с})$ . Содержание  $\text{CO}_2$  в межклетниках не ограничивало ассимиляцию и составляло около 300 мкмоль/моль. Хвоя всех возрастов отличалась довольно интенсивной транспирацией и как следствие – низкими значениями эффективности использования воды при фотосинтезе.

В конце июня в полевых условиях при умеренной температуре и ФАР 200-250 мкмоль/ $(\text{м}^2\text{с})$ , характерной для условий переменной облачности, у активно отрастающей молодой хвои первого (текущего) года скорость видимого поглощения  $\text{CO}_2$  составляла около 2 мкмоль/ $(\text{м}^2\text{с})$ , что вдвое ниже по сравнению с хвоей второго-третьего года жизни (табл. 15). Однако по скорости транспирации молодая хвоя не уступала более зрелой. У хвои четвертого года жизни транспирация была в два раза ниже по сравнению с молодой хвоей. Величина ЭИФ составляла у молодой хвои 4-5, а у хвои четырехлетней была почти вдвое выше.

В сентябре в естественных условиях при умеренной освещенности и температуре наиболее активно фотосинтезировала хвоя второго года жизни (табл. 16). Немногом ниже была скорость ассимиляции у сформировавшейся хвои первого (текущего) года жизни. Скорость транспирации варьировала в зависимости от возраста хвои от 0.5 до 0.9 мкмоль/ $(\text{м}^2\text{с})$ , величина ЭИФ составляла 4-8 мкмоль  $\text{CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$ .

Таблица 15

**Интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена и транспирации хвои кедр европейского в естественных условиях при температуре хвои 20-24 °С (УОХ «Межадорское», 29 июня 2010 г.)**

Возраст хвои, год жизни	ФАР	С	Фв	Дт	Ит	ЭИВ
Первый	251±47	334±7	2.17±0.31	-2.95±0.36	1.03±0.08	4.38±2.61
Второй	264±32	285±7	5.47±0.59	-1.72±0.34	1.34±0.06	3.94±0.34
Третий	250±11	279±9	4.25±0.41	-1.55±0.36	0.89±0.05	5.47±0.94
Четвертый	207±16	232±18	3.97±0.47	-1.28±0.18	0.50±0.02	8.21±1.10

Таблица 16

**Интенсивность  $\text{CO}_2$ -газообмена и транспирации хвои кедра европейского в естественных условиях при температуре хвои 19-21°C (УОХ «Межадорское», 21 сентября 2010 г.)**

Возраст хвои, год жизни	ФАР	С	Фв	Ит	ЭИВ
Первый	324±14	354±4	4.06±0.26	0.75±0.01	5.4±0.3
Второй	348±4	316±5	5.93±0.34	0.90±0.03	6.8±0.4
Третий	307±3	255±14	3.86±0.31	0.49±0.03	8.6±0.9
Четвертый	283±27	331±7	3.33±0.38	0.78±0.03	4.2±0.5

Нами исследована зависимость видимого фотосинтеза (Фв) хвои второго года жизни от температуры. Как видно из данных, приведенных в табл. 17 и на рис. 14, А, скорость фотосинтеза возрастала с увеличением температуры от 18 до 30 °С почти экспоненциально. Коэффициент  $Q_{10}$  составил в среднем около 4. Дальнейшее повышение температуры приводило к резкому снижению скорости поглощения  $\text{CO}_2$ .

С увеличением температуры повышалась и скорость транспирации, достигая максимума при 25 °С (рис. 14, Б). При более высоких значениях температуры скорость транспирации снижалась, а эффективность использования воды увеличивалась. Прекращение транспирации отмечали при температуре около 35 °С. Прекращение транспирации коррелировало со снижением видимого поглощения  $\text{CO}_2$ , что свидетельствует о закрывании устьиц. Эта адаптивная реакция направлена на предотвращение обезвоживания клеток мезофилла и сохранение оводненности клеточных структур.

Таблица 17

**Интенсивность видимого фотосинтеза (Фв, мкмоль  $\text{CO}_2/\text{м}^2\text{с}$ ), транспирации (Ит, ммоль  $\text{H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$ ), эффективность использования воды (Фв/Ит, мкмоль  $\text{CO}_2/\text{ммоль H}_2\text{O}$ ) хвои кедра европейского второго года жизни при освещенности 870 мкмоль/м<sup>2</sup>с ФАР и разной температуре хвои (УОХ «Межадорское», 2 июня 2010 г.)**

Показатели	Температура, °С					
	18.1±0.03	22.6±0.07	25.4±1.08	29.1±0.04	32.9±0.06	34.0±0.01
Фв	1.36±0.83	2.93±1.15	4.66±0.53	8.74±0.87	7.12±0.92	0.85±1.04
Ит	0.16±0.01	0.21±0.02	0.27±0.03	0.20±0.02	0.14±0.02	-0.27±0.01
ЭИВ	9.3±6.3	8.8±6.7	18.9±2.5	44.6±6.6	51.8±9.6	-3.4±4.0

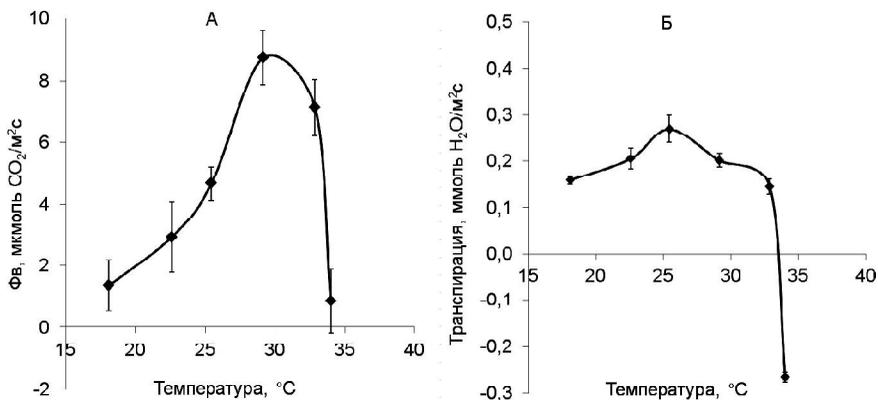


Рис. 14. Температурная зависимость видимого фотосинтеза (А) и транспирации (Б) хвои кедра европейского второго года жизни (УОХ «Межадорское», 2 июня 2010 г.).

Зависимость фотосинтеза от температуры имеет форму куполообразной кривой с выраженным максимумом. Положение зоны температурного оптимума зависит от вида растений и внешних условий. Большое влияние оказывает освещенность. По сравнению с елью и пихтой свето-температурный диапазон оптимума сосны – более узкий (23-35 °С) и смещен в сторону положительных температур. Максимальное поглощение CO<sub>2</sub> хвоей сосны со скоростью около 2.5 мг CO<sub>2</sub>/(г сухой массы ч) отмечали при температуре 28 °С (Загирова, 1999). По нашим данным, для хвои прививок кедра европейского максимум фотосинтеза в пересчете на массу 5.8 мг CO<sub>2</sub>/(г сухой массы ч) был при температуре около 30 °С.

По данным литературы (Pisek, Winkler, 1959), в высокогорных условиях (1900 м над ур. м.) при небольшой освещенности температурный оптимум фотосинтеза хвои кедра европейского отмечался при температуре 5-8 °С. С увеличением освещенности до 1/3 от полного солнечного света температурный оптимум фотосинтеза смещался в сторону более высокой температуры (12-22 °С). Максимальная скорость поглощения CO<sub>2</sub> хвоей не превышала 2.7 мг CO<sub>2</sub>/(г сухой массы ч) (Pisek, Winkler, 1959). Длительность температурной адаптации хвойных составляет 10-14 дней (Голомазова, 1987). Показано, что температурный оптимум фотосинтеза сосны, кедра и ели совпадает со средней температурой предшествующей декады. При температур-

ной адаптации фотосинтеза у хвойных, наряду с изменениями фотосинтеза, происходит перестройка дыхания, направленная на обеспечение большей продуктивности при низкой температуре (Голомазова, 1987).

Интенсивность темнового дыхания хвой зависит от внешних и внутренних факторов. С увеличением температуры выделение  $\text{CO}_2$  закономерно возрастает. В июне хвоя всех возрастов выделяла  $\text{CO}_2$  со скоростью около 1.5-2  $\mu\text{моль CO}_2/(\text{м}^2\text{с})$ , что в расчете на сухую массу составляло 1-1.5  $\text{мг CO}_2/(\text{г ч})$ . Коэффициент Вант-Гоффа в диапазоне температуры 21-34 °C для хвой разного возраста составлял 1.4-1.7 (рис. 15), что несколько ниже значений  $Q_{10}$  для сосны обыкновенной и пихты (Загирова, 1999). У растущей хвой сосны обыкновенной дыхательная активность (более 2  $\text{мг CO}_2/(\text{г ч})$ ) имела максимальные значения в начале внепочечного развития. С ростом хвой до 40-50 % от максимальной длины, интенсивность темнового дыхания снизилась в четыре-пять раз (Загирова, 1999).

Данные по изменению скорости видимого фотосинтеза и дыхания хвой разного возраста в сезонной динамике представлены в табл. 18. Анализ результатов показывает, что интенсивность видимого фотосинтеза хвой коррелировала с интенсивностью дыхания ( $r$  Пирсона = 0.77 при  $P_{0.05} < 0.0001$ ). Величина соотношения фотосинтез/дыхание составляла за весь период наблюдений в среднем 1.9.

В летний период при температуре воздуха 14-20 °C и ФАР 1.0-1.5 тыс.  $\mu\text{моль}/(\text{м}^2\text{с})$  скорость видимого фотосинтеза хвой варьировала в широком диапазоне – от 0.9 до 9  $\text{мг CO}_2/(\text{г сухой массы ч})$ . Зимой и ранней весной даже после адаптации в течение 24 ч при 20 °C скорость видимого поглощения  $\text{CO}_2$  была очень низкой (менее 0.2  $\text{мг}/(\text{г сухой массы ч})$ ). Анализ всей

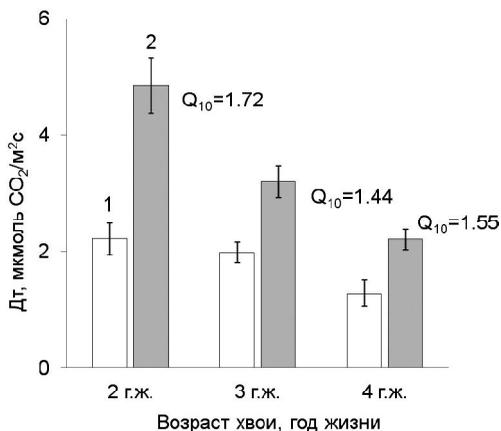


Рис. 15. Интенсивность дыхания хвой растений кедра европейского разного возраста при температуре 21±0.5 °C (1) и 34±0.3 °C (2) (УОХ «Междорское», 2 июня 2010 г.).

Таблица 18

**Скорость видимого фотосинтеза (Фв) и дыхания (Дт)  
хвои кедр европейского при температуре 15-20 °С  
и ФАР 1.0-1.5 тыс. мкмоль/м<sup>2</sup>, мг СО<sub>2</sub>/(г сухой массы ч)**

Возраст хвои, год жизни	Вариант		Фв	Дт
	Год	Месяц		
Первый	2006	Ноябрь	0.003±0.02	0.15±0.04
	2007	Март	0.22±0.03	0.41±0.01
	2007	Март	0.75±0.07	0.55±0.05
	2007	Июль	1.29±0.09	1.23±0.13
	2008	Май	0.37±0.06	0.53±0.04
	2008	Июль	2.29±0.30	0.75±0.16
	2010	Июнь	3.16±0.42	2.28±0.72
	2010	Сентябрь	2.62±0.47	1.17±0.30
Второй	2007	Июль	1.46±0.24	0.36±0.03
	2007	Март	0.22±0.03	0.41±0.01
	2007	Май	0.15±0.09	0.22±0.05
	2007	Май	0.08±0.07	0.76±0.22
	2007	Июль	0.87±0.11	0.23±0.02
	2008	Март	0.10±0.12	0.19±0.01
	2008	Июль	1.26±0.32	0.46±0.19
	2010	Июнь	4.65±0.30	1.49±0.01
	2010	Июль	3.48±0.38	1.15±0.08
	2010	Сентябрь	4.31±0.51	1.32±0.28
Третий	2010	Июнь	8.82±0.89	2.05±1.01
	2010	Июль	3.04±0.61	1.99±0.05
	2010	Сентябрь	2.57±0.18	1.78±0.51
Четвертый	2007	Июль	0.98±0.17	0.23±0.02
	2010	Июнь	3.23±0.18	2.09±0.36
	2010	Июль	3.02±0.29	2.07±0.34
	2010	Сентябрь	4.58±0.42	2.53±1.10

выборки данных показал наличие значимой корреляции ( $r$  Пирсона = 0.47 при  $P_{0.05} = 0.018$ ) между среднемесячной температурой воздуха и ассимиляционной способностью растений (видимой и истинной скоростью фотосинтеза).

Известно, что видимый фотосинтез у хвойных может начинаться ранней весной при отрицательных температурах и снежном покрове. В течение года хвоя сосны активно поглощает СО<sub>2</sub> около шести-семи месяцев (Болондинский, 1983; Молчанов, 2007). У сосен хвоя текущего года начинает фотосинтезировать

в начале июня, когда ее длина становится больше покровной чешуи на 0.5-1.0 см. К концу месяца дневная интенсивность фотосинтеза хвой первого года жизни составляет до 2/3 от интенсивности фотосинтеза хвой второго года жизни (Молчанов, 2007).

По нашим данным, у кедра европейского суммарная ассимиляция  $\text{CO}_2$  за день у хвой первого года жизни в июле-сентябре была на 15-20 % ниже, чем у хвой второго года жизни.

Исходя из максимального прихода ФАР в малооблачный день (1.0-1.5 тыс. мкмоль/(м<sup>2</sup>с) и соответствующей скорости поглощения  $\text{CO}_2$ , мы смоделировали сезонный ход дневной продуктивности ассимиляции хвой разного возраста. Как видно на рис. 16, в ранневесенний период хвоя разного возраста погло-

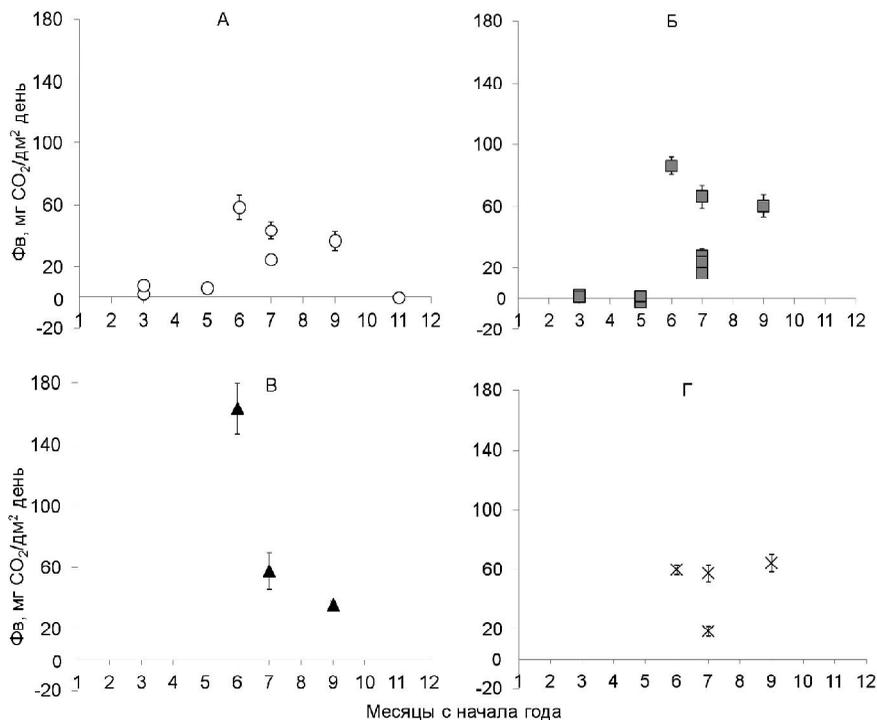


Рис. 16. Сезонный ход фотосинтеза хвой кедра европейского разного возраста: А – первого, Б – второго, В – третьего, Г – четвертого годов жизни. Пересчет  $\text{CO}_2$ -газообмена на сутки проведен по данным табл. 18 с учетом длины светового дня в начале каждого месяца.

щает за световой день менее 4 мг  $\text{CO}_2$ /(г сухой массы день). Максимальные величины ассимиляции, в среднем около 70-100 мг  $\text{CO}_2$ /(дм<sup>2</sup> день) или 30-40 мг  $\text{CO}_2$ /(г сухой массы день), наблюдали в июне и июле. Во все годы, независимо от температурных условий, ассимиляционная активность хвои второго года жизни была выше, чем у хвои других возрастов. К осени отмечали снижение дневной ассимиляции. В ноябре, когда скорость видимого фотосинтеза уравнивалась со скоростью дыхания, суточный баланс ассимиляции становился отрицательным.

По данным литературы, в подзоне средней тайги дневная продуктивность видимого фотосинтеза хвои второго года жизни сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) в безоблачный день составляла 10-23 мг  $\text{CO}_2$ /(г сухой массы день) (Загирова, 1999). В южной тайге у сосны наибольшей ассимиляционной активностью отличалась также хвоя второго года жизни (Молчанов, 2007). В апреле суммарная ассимиляция  $\text{CO}_2$  у хвои была высокая – до 60 ммоль  $\text{CO}_2$ /(м<sup>2</sup> день), а максимальные значения – около 100 ммоль  $\text{CO}_2$ /(м<sup>2</sup> день) – отмечены в конце июня. У кедров европейского дневная продуктивность ассимиляции была несколько выше, в основном за счет того, что растения находились в разреженном насаждении и были лучше освещены.

На сезонные изменения хвои разного возраста основное влияние оказывают дневные величины прихода солнечной радиации, связанные с высотой стояния солнца и длительностью дневного периода. По данным А.Г. Молчанова (2007), в подзоне южной тайги в середине лета за сутки в малооблачные дни приход солнечной радиации составляет до 65 моль/(м<sup>2</sup> день), а в ноябре на порядок меньше – около 7 моль/(м<sup>2</sup> день). По нашим подсчетам, в подзоне средней тайги поступление ФАР в июле – до 100 моль/(м<sup>2</sup> день), а в ноябре – около 14.

Фотосинтез хвои в кроне дерева ограничивают не только световые условия. Например, при относительной влажности воздуха менее 50 % в разных частях кроны поглощение  $\text{CO}_2$  хвоей может резко снижаться более чем в два раза (Загирова, 1999). Следует иметь в виду, что снижение относительной влажности воздуха, как правило, наблюдается при повышении температуры. Наши данные показали, что в сухой жаркий год в полуденные часы скорость фотосинтеза снижалась вследствие закрывания устьиц.

По сравнению с листопадными деревьями и травянистыми растениями хвоя характеризуется менее интенсивным, но бо-

лее продолжительным фотосинтезом (Крамер, Козловский, 1983). В подзоне средней тайги двухлетняя хвоя сосны в 1.5-2.0 раза превышает ель и пихту по максимальной скорости фотосинтеза в расчете на сухую массу и на хвоинку за счет большего числа устьиц на поверхности хвои, увеличения скорости диффузии  $\text{CO}_2$  в клетку, развитых хлоропластов, усиления скорости оттока фотоассимилятов через проводящий цилиндр (Загирова, 1999). По нашим данным, хвоя кедра европейского способна поглощать  $\text{CO}_2$  с высокой скоростью, 3.5-4.5 мг  $\text{CO}_2$ /(г сухой массы ч), а в отдельные периоды – до 9 мг.

Более точно влияние факторов среды на процесс фотосинтеза можно оценить, анализируя ключевые параметры световых кривых фотосинтеза. В период активной вегетации была получена серия кривых зависимости фотосинтеза от освещенности (рис. 17; табл. 19). Выявлены различия между хвоей разного возраста по форме световой зависимости  $\text{CO}_2$ -газообмена и ее кардинальным точкам (табл. 19). С возрастом хвои величина тангенса угла наклона начального участка световой кривой возрастала: у хвои первого года жизни этот показатель варьировал в пределах 0.03-0.04, тогда как у хвои второго и третьего годов жизни – в пределах 0.04-0.06.

Величина светового компенсационного пункта (СКП), при котором фотосинтез уравнивается с дыханием и видимое поглощение  $\text{CO}_2$  не наблюдается, была наименьшей у хвои второго года жизни. Интенсивность радиации приспособления (ИРП), при которой фотосинтез осуществляется с максимальной эффективностью, а соотношение фотосинтеза и дыхания оптимально, для хвои второго года жизни составляла в течение вегетации 70-90 мкмоль/( $\text{m}^2\text{c}$ ) ФАР. Для хвои остальных возрастов область ИРП была смещена к величинам 190-220 мкмоль/( $\text{m}^2\text{c}$ ) ФАР. Это свидетельствует о способности хвои поддерживать высокую эффективность световых реакций в значительном суммарном диапазоне ФАР от 80 до 220 мкмоль/( $\text{m}^2\text{c}$ ). Скорость фотосинтеза при ИРП была в среднем вдвое ниже максимальных значений, измеренных у хвои того же возраста. Световое насыщение фотосинтеза зависело от возраста хвои и периода вегетации (рис. 17). В начале лета полного насыщения фотосинтеза светом не наблюдали ни у молодой, ни у более зрелой хвои. При увеличении освещенности от 1.0 до 1.7 тыс. мкмоль/( $\text{m}^2\text{c}$ ) скорость фотосинтеза двух- и трехлетней хвои увеличивалась в среднем на 25 %. В конце июня молодая хвоя текущего

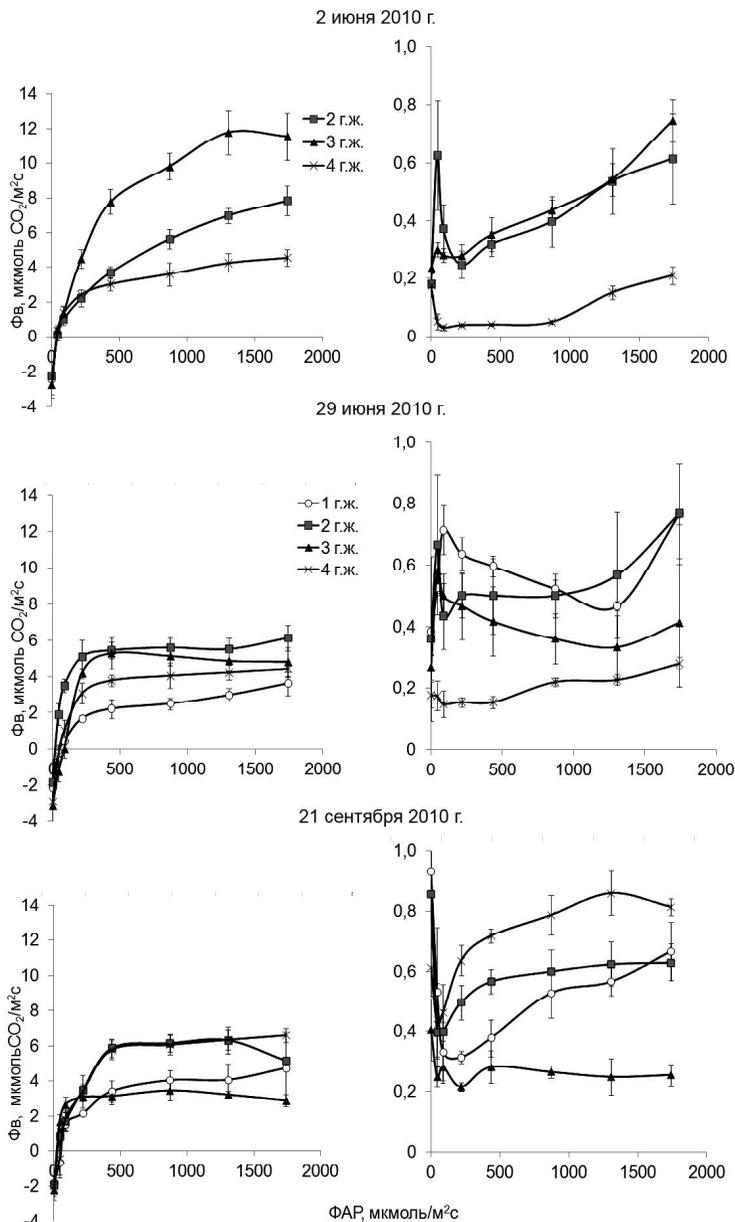


Рис. 17. Световая зависимость видимого фотосинтеза (Фв) и транспирации (Ит) хвой разного возраста кедр европейского при температуре хвой 2 июня – 25-27 °С, 29 июня – 20-24°С , 21 сентября – 19-21°С (УОХ «Междорское», 2010 г.).

Таблица 19  
 Параметры световых кривых видимого фотосинтеза хвои кедра европейского (УОХ «Межадорское», 2010 г.)

Параметр	Возраст хвои (год жизни) и сроки отбора проб											
	1 год		2 года			3 года			4 года			
	29 июня	21 сентября	2 июня	29 июня	21 сентября	2 июня	29 июня	21 сентября	2 июня	29 июня	21 сентября	
Тангенс угла наклона	0.029± 0.003	0.038± 0.004	0.037± 0.03	0.061± 0.09	0.041± 0.05	0.047± 0.06	0.036± 0.05	0.056± 0.06	0.047± 0.05	0.047± 0.04	0.043± 0.04	
Световой компенсационный пункт, мкмоль/м <sup>2</sup> с ФАР	66±9	52±7	54±7	24±8	39±4	50±6	85±8	31±5	51±6	61±8	49±7	
Интенсивность радиации приспособления (ИРП), мкмоль/м <sup>2</sup> с ФАР	190±10	130±20	90±20	70±10	80±15	200±20	220±25	80±20	100±15	170±20	200±25	
Скорость видимого фотосинтеза при ИРП, мкмоль СО <sub>2</sub> /м <sup>2</sup> с	1.4±0.2	1.7±0.4	1.0±0.3	2.0±0.6	1.5±0.5	4.5±0.5	4.2±0.3	2.2±0.4	1.4±0.4	2.0±0.4	3.4±0.9	
Максимальная скорость фотосинтеза, мкмоль СО <sub>2</sub> /м <sup>2</sup> с	3.6±0.7	4.7±2.0	7.8±0.9	6.1±0.7	6.3±0.7	11.8±1.3	5.3±0.9	3.4±0.6	4.5±0.5	4.4±0.4	6.6±0.4	
Скорость темнового Дыхания, мкмоль СО <sub>2</sub> /м <sup>2</sup> с	2.1±0.7	1.8±0.5	2.3±0.2	1.8±1.3	1.9±0.4	2.7±0.6	3.2±0.9	2.2±0.6	2.8±0.8	2.9±0.5	2.0±0.6	

года также реагировала на повышение освещения, вплоть до полного солнечного, увеличением скорости ассимиляции. Это соответствует признакам светолюбивых растений. У хвои второго-четвертого годов жизни насыщение ассимиляции  $\text{CO}_2$  наблюдали при потоке ФАР 500  $\mu\text{моль}/(\text{м}^2\text{с})$  и выше. Максимальная скорость фотосинтеза кедр европейского в расчете на единицу площади была наибольшей у зрелой хвои второго и третьего годов жизни.

По сравнению с другими видами хвойных деревьев для сосен характерны довольно высокие показатели фотосинтетической активности (Pisek, Winkler, 1959; Молчанов, 2007; Суворова, 2009). В летний период хвоя кедр европейского была способна поглощать  $\text{CO}_2$  со скоростью до 20  $\mu\text{моль}/(\text{м}^2\text{с})$ , зимой в разных частях ареала – до 8  $\mu\text{моль}/(\text{м}^2\text{с})$  (Gamper, 2000; Dalslein e.a., 2002). По нашим данным, хвоя кедр европейского фотосинтезировала в 1.5-3.0 раза интенсивней, чем хвоя ели и пихты. Активному поглощению  $\text{CO}_2$  хвоей сосны может способствовать высокая численность устьиц и их суммарная площадь на единице поверхности хвои. Значительная объемная доля межклетников мезофилла снижает сопротивление диффузии  $\text{CO}_2$  в клетки. На скорость фотосинтеза положительно может влиять увеличение объемной доли проводящего цилиндра в хвое сосны, что усиливает отток фотоассимилятов (Загирова, 1999).

Скорость фотосинтеза тесно коррелирует со скоростью транспирации, так как активность обоих процессов контролируется зиянием устьиц и зависит от устьичного сопротивления. Немаловажным фактором является возраст листа. Как видно на рис. 17, транспирация хвои четвертого года жизни была многократно ниже, чем у хвои второго и третьего годов жизни. Тем не менее, независимо от возраста скорость транспирации увеличивалась по мере повышения освещенности.

Соотношение фотосинтеза и транспирации в литературе часто применяется как показатель эффективности использования воды (ЭИФ). В начале июня наибольшие значения ЭИФ были у хвои четвертого года жизни, благодаря низкой скорости транспирации (не более 0.2  $\text{ммоль H}_2\text{O}/\text{м}^2\text{с}$ ). Оптимальное соотношение между поглощением  $\text{CO}_2$  и выделением воды через устьица у более молодой хвои сохранялось в широком диапазоне освещенности от 400 до 2000 ФАР.

Наши данные согласуются с мнением многих авторов о том, что среди внутренних факторов, влияющих на фотосинтез, оп-

ределяющее значение имеет возраст. При изучении фотосинтеза у одно-, двух- и трехлетней хвой различных видов сосен, елей, пихты установлено, что с увеличением возраста его интенсивность значительно снижается (Крамер, Козловский, 1963; Загирова, 1999). С другой стороны, в разнообразных высотных и климатических условиях фотосинтетическая активность укороченных побегов разных возрастных классов кедра европейского может не снижаться (Nebel, Matile, 1992). Увеличение продолжительности жизни хвой за счет сохранения оборота структурных компонентов обеспечивает существование растений в условиях низкой доступности ресурсов, пониженной температуры, высокой влажности, ветров, короткого вегетационного периода (Baig, Tranquillini, 1980; Li e.a., 2006). С подъемом в горы процессы старения замедляются, и возраст хвой, сохраняющей высокие ассимиляционные способности, увеличивается до 12 лет. Начало старения хвой, связанное с активным оттоком N, P, K, отмечено с середины августа (Nebel, Matile, 1992).

Вечнозеленым растениям свойственны довольно низкие, по сравнению с листопадными видами, содержание фотосинтетических пигментов и интенсивность ассимиляции CO<sub>2</sub> (Larcher, 2003). Согласно работе (Тужилкина, 2006), в условиях северной тайги летом скорость фотосинтеза хвой *Picea obovata* составляла около 3 мг CO<sub>2</sub>/(г сухой массы ч), что в семь раз меньше по сравнению с листьями *Betula pendula*. Однако следует помнить, что хотя хвоя характеризуется менее интенсивным фотосинтезом по сравнению с листопадными деревьями, но продолжительность активной фотосинтетической деятельности у нее существенно больше (Крамер, Козловский, 1983). По многолетним данным Г.Г. Суворовой с соавт. (2005), в Предбайкалье максимальная интенсивность фотосинтеза *Pinus sylvestris* и *Picea obovata* равнялась 2-3 мкмоль CO<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup>с), а начало видимого поглощения CO<sub>2</sub> отмечалось в апреле. В условиях Карелии (Болондинский, Кайбияйнен, 2003) фотосинтетическая деятельность хвой сосны была зарегистрирована при отрицательных температурах воздуха рано весной, за 1.0-1.5 месяца до начала вегетации, и продолжалась вплоть до поздней осени.

У исследованного нами кедра европейского зимой и ранней весной (декабрь-март) предварительно адаптированная в комнатных условиях хвоя не проявляла способности к нетто-фотосинтезу. В этот период практически отсутствовала транспира-

ция вследствие закрывания устьиц при переходе растений к зимнему покою. Отсутствие положительного  $\text{CO}_2$ -газообмена зимой и ранней весной может свидетельствовать о подавлении цикла Кальвина, для функционирования которого необходимы АТФ и НАДФН, образующиеся на свету в ЭТЦ хлоропластов. Согласно работе (DeLucia, 1987), низкие температуры (ниже  $-4^\circ\text{C}$ ), наряду с подавлением устьичной проводимости и нетто-фотосинтеза, снижали карбоксилирование и квантовый выход, указывая на депрессию темновых реакций и электронного транспорта. По имеющимся в литературе сведениям, подавление нетто-ассимиляции хвои зимой является результатом ряда процессов. Среди наиболее значимых факторов, наряду со снижением активности фотосинтетических ферментов (Gamper e.a., 2000), выделяют реорганизацию фотосистем и утрату ими белков (Ottander e.a., 1995), агрегирование светособирающих пигмент-белковых комплексов в мультикомплексы, обеспечивающие безизлучательное рассеивание поглощенной энергии света (Adams e.a., 2001).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что при выращивании в подзоне средней тайги привитые особи кедр европейского формируют конусовидно-овальную крону, эффективно использующую падающую ФАР в разных по глубине участках кроны: на периферии, в центре, около ствола дерева. Изучение фотосинтетической активности ассимиляционного аппарата кедр европейского показывает, что эта порода более светолюбива, чем другие хвойные (ель, пихта) и сопоставима по своим показателям с сосной обыкновенной из разных частей ареала (*Pinus sylvestris*), изученным более подробно (Цельникер, 1978; Голомазова, 1987; Загирова, 1999; Молчанов, 2007; Суворова, 2005, 2009). Своеобразие физиологии фотосинтеза хвойных во многом определено их способностью к поглощению  $\text{CO}_2$  в течение длительного периода – во время активной вегетации и в периоды с низкими положительными температурами. Полученные нами результаты по скорости  $\text{CO}_2$ -газообмена для хвои кедр европейского не ниже, чем в других частях ареала этого вида (Pisek, Winkler, 1959; Gamper, 2000; Dalslein e.a., 2002; Weiser e.a., 2005). По сравнению с аборигенными хвойными породами (сосна обыкновенная, ель сибирская, пихта сибирская), произрастающими в подзоне средней тайги, хвоя кедр европейского фотосинтезировала более активно, что способствовало накоплению фотоассимилятов и их

использованию в процессах роста и формирования шишек. Разновозрастная хвоя под комплексным воздействием высокой температуры и освещенности сохраняет достаточно высокую скорость фотосинтеза. Широко известно, что в течение года хвойные растения характеризуются менее интенсивным, но более продолжительным фотосинтезом. По нашим данным, хвоя кедр европейского способна поглощать  $\text{CO}_2$  с высокой скоростью до 3.5-4.5 мг  $\text{CO}_2$ /(г сухой массы ч), а в отдельные периоды – до 9 мг. Сформированная хвоя второго года жизни характеризовалась наилучшими показателями зависимости  $\text{CO}_2$ -газообмена от освещенности. В периоды с разными температурными условиями ассимиляционная активность хвои второго года жизни, как правило, выше по сравнению с хвоей других возрастов. Хвоя прививок кедр европейского способна поддерживать высокую эффективность использования воды при фотосинтезе.

Итак, в условиях среднетаежной зоны привитые деревья кедр европейского характеризуются низкой интенсивностью процессов жизнедеятельности и высокой физиологической пластичностью. Это позволяет виду на функциональном уровне адаптироваться к неблагоприятным факторам среды и произрастать в условиях холодного климата. Сохранение в хвое достаточно количества фотосинтетических пигментов в зимний и весенний периоды года является одним из приспособлений к произрастанию в северных широтах, поскольку снижает затраты веществ и энергии на ежегодное формирование ассимиляционного аппарата в условиях неблагоприятных температур и низкого плодородия почв. Благодаря этому деревья кедр европейского способны ассимилировать углекислоту продолжительный период в течение года.

## Глава 5

### БИОЛОГИЯ ПЛОДОНОШЕНИЯ И ОРЕХОПРОДУКТИВНОСТЬ ПРИВИТЫХ РАСТЕНИЙ СОСНЫ КЕДРОВОЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ

При клонировании у нового растения сохраняются возрастной этап онтогенеза и генеративные особенности материнского дерева. Поэтому при использовании черенков со взрослых особей прививки начинают плодоносить значительно раньше, чем растения семенного происхождения. За пределами естественного ареала вида на характер семеношения привоев влияют различные факторы, в том числе и природно-климатические условия района интродукции. Однако они не нарушают генетически обусловленную структуру генеративных органов.

Содержание семян в шишке находится под сильным генетическим контролем материнского организма. Вместе с тем, оно в значительной степени зависит от факторов внешней среды: температуры, осадков, оплодотворяющей способности пыльцы и др. Ко времени опыления в женском макростробиле формируется строго определенное для данного генотипа количество семяпочек. Степень реализации их потенциальной способности, т.е. выход полнозернистых семян из шишки, связана с возможностью попадания пыльцы на семяпочки в период их восприимчивости, или рецептивности, которая зависит от физиологического состояния макростробила в определенной стадии рецептивной фазы. Наиболее полно реализуется потенциальная семенная продуктивность материнского организма при опылении макростробиллов во время оптимальной восприимчивости семяпочек к пыльце.

Репродуктивную способность и характер семеношения прививок кедр европейского изучали ежегодно. Учитывали количество макро- и микростробиллов, озоми, шишек и следов от них. Для анализа структурных показателей урожая отбирали образцы шишек.

## 5.1. Особенности семеношения привитых растений

Знание особенностей развития женских генеративных органов у прививок кедра европейского необходимо для определения сроков эффективного доопыления на молодых привоях в связи с отсутствием на них необходимого количества мужских пыльников. Ниже приводится подробная классификация постепенного перехода развития макростробила кедра европейского от фазы к фазе в Республике Коми, разработанная на основе фаз развития, выделенных у кедра сибирского (Титов, 2004), и специфики условий местопрорастания.

Каждая из выделенных в рецептивной фазе «открытая шишка» стадий макростробила соответствует определенному его физиологическому состоянию, с изменением которого связаны развитие и восприимчивость семяпочек к пыльце. Их количество и физиологическая активность постоянно возрастают от первой стадии до пятой в результате роста макростробила, увеличения числа и площади раскрытых семенных чешуй, на поверхности которых они находятся. На последующих стадиях, когда происходит смыкание семенных чешуй, их число сокращается, а восприимчивость к пыльце ослабевает.

В год цветения женский стробил кедра европейского проходит шесть фаз развития: прижатой и стоячей почки, бутона, открытой, призакрытой и закрытой шишки. В первой фазе – это женская почка, плотно прижатая по всей длине к центральной почке и не превышающая ее по высоте. Во второй – значительно увеличивается в размерах, превышает центральную почку, вершинка ее отклоняется, и макростробил принимает вертикальное положение. Почечные чешуйки плотно прилегают друг к другу.

В начале фазы бутон ( $B_1$ ) верхние кроющие чешуи раздвигаются, высвобождая вершину макростробила, к концу ее ( $B_4$ ) он выходит из них на 6-7 мм. В это время частично размыкаются верхние семенные чешуи и становится возможным попадание на них пыльцы. В зависимости от температурных условий продолжительность фазы может колебаться в пределах двух-четырёх дней. Цвет макростробила – розовый.

С началом отклонения семенных чешуй от оси и друг от друга макростробил становится восприимчивым к пыльце – он переходит в рецептивную фазу – открытая шишка (ОШ). В ней при оптимальных погодных условиях он проходит шесть ста-

дий развития, характеризующихся различным физиологическим состоянием семяпочек к восприимчивости пыльцы. Продолжительность каждой из них не превышает одних суток:

ОШ-1 – семенные чешуи расположены под углом  $30-45^\circ$  к оси стробила, они короче кроющих, у основания появляются семяпочки. Цвет стробила – красный;

ОШ-2 – семенные чешуи располагаются под углом  $60-70^\circ$  к оси стробила, они увеличиваются, достигая  $1/2$  своей полной величины. На них развиваются семяпочки, занимая  $1/3-1/2$  поверхности. Кроющие чешуи длиннее семенных. Цвет стробила – красный или темно-красный;

ОШ-3 – семенные чешуи расположены под прямым углом к оси стробила, достигают  $2/3-3/4$  своей полной величины. Семяпочки занимают  $1/2-2/3$  их поверхности. Стробил темно-фиолетовый;

ОШ-4 – семенные чешуи и находящиеся на их поверхности семяпочки развились полностью. Длина семенных чешуй почти равна длине кроющих, но первые примерно втрое толще. Кроющие чешуи по всей длине прилегают к семенным. Стробил темно-фиолетовый с сизым налетом;

ОШ-5 – семенные чешуи широко раскрыты, кроющие отгибаются от них вниз на  $1/3-1/2$  своей длины. Цвет стробила тот же;

ОШ-6 – семенные чешуи широко раскрыты, кроющие отгибаются от них вниз более чем на половину своей длины (до  $2/3$ ). Цвет стробила тот же.

С началом смыкания семенных чешуй в результате их утолщения и уменьшения угла отклонения от оси стробила наступает фаза призакрытой шишки (ПЗШ). В ней выделяются две стадии:

ПЗШ-1 – семенные чешуи в верхней части стробила находятся под углом  $30-45^\circ$  к его оси, в средней – под углом  $60-70^\circ$ . Они не соприкасаются, т.е. еще возможен доступ пыльцы к семяпочкам. У самого основания семенных чешуй располагаются кроющие чешуи, которые примерно в пять раз тоньше. Стробил темно-фиолетовый с сизым налетом;

ПЗШ-2 – семенные и кроющие чешуи соприкасаются друг с другом по всей длине стробила. В средней части они располагаются под углом  $45^\circ$  к его оси. Доступ пыльцы к семяпочкам невозможен.

С потерей восприимчивости семяпочек к пыльце вершинка семенных чешуй затвердевает, приобретает треугольную форму. Чешуи полностью смыкаются, и макростробил переходит в фазу закрытая шишка (ЗШ).

Для формирования урожая семян большое значение имеют продолжительность периода доступа и восприимчивость пыльцы семяпочками. У кедра европейского женские стробилы являются рецептивными в фазах  $B_4$ -ОШ-ПЗШ-1. Однако рецептивность их не одинакова. Оптимальной восприимчивостью они отличаются на четвертой и пятой стадиях фазы открытая шишка (ОШ-4, ОШ-5). Продолжительность всей этой фазы зависит от температуры воздуха. При оптимальных для региона значениях макростробилы рецептивны четыре-шесть дней. Они более длительное время находятся в стадиях, соответствующих четвертому-пятому дням фазы, и быстро проходят остальные. Ко времени опыления их длина составляет 11-13 мм, ширина – 5-7 мм.

Особенности генеративного развития прививок связаны с типом сексуализации побегов, с которых были заготовлены черенки, так как их половой тип сохраняется при вегетативном размножении. На привоях, выполненных черенками, взятых с плодоносящих побегов из верхней и средней частей кроны материнских деревьев, в течение первых 7-10 лет образуются преимущественно макростробилы, которые в это время появляются единично. Их очень слабая пыльцевая продуктивность приводит к значительному (до 90 %) отпаду макростробилов и не обеспечивает формирование нормальных шишек с полнозернистыми семенами.

В естественных, нормальных условиях произрастания сосны кедровой такой биологический парадокс невозможен. Надежное опыление молодых растений гарантируется разновозрастностью и половой дифференциацией взрослых деревьев в насаждениях, и поэтому нет необходимости в одновременном формировании на них большого количества генеративных органов обоего пола.

Данная биологическая целесообразность, характерная для зоны экологического оптимума, иногда нарушается в экстремальных температурных условиях интродукции. В подзоне средней тайги Республики Коми, характеризующейся низкими температурами, в отдельные годы на трех-пятилетних горно-алтайских привоях кедров сибирского из зоны экологического оп-

тимума (Республика Алтай) одновременно образуются женские макростробилы и мужские пыльники. Такова специфическая биологическая реакция, возникающая при появлении опасности для существования вида, размножающегося семенным путем.

На изучаемой прививочной плантации первое массовое пыление отмечали на 11-12-летних прививках кедр европейского. В этом возрасте в нижней и средней частях кроны на тонких боковых побегах образуется до 100 и более мужских пыльников, имеющих вид укороченного колоска, с 10-16 микроспорофиллами. Их обильное пыление значительно повышает формирование нормально развитых шишек (фото 7), тем более, что в пределах привоя сроки вылета пыльцы согласуются с рецетивностью макростробилов.

У большинства хвойных развитие микроспорофиллов завершается осенью (Некрасова, 1983), а у кедров европейского и сибирского микроспорогенез практически полностью переносится на весну. Поэтому из вечнозеленых хвойных кедр европейский зацветает позднее всех – в середине июня.

Биологически термин «цветение» у хвойных связывается с опылением, т.е. с растрескиванием спорангиев и вылетом пыльцы до ее прекращения. Этому предшествует освобождение от покровных чешуй и появление ярко окрашенных, еще не пылящих, микростробилов. Расцветивание малахитовой кроны кедровых сосен яркими мужскими колосками, эмоционально воздействующее на восприятие красоты человеком, иногда ошибочно принимается за цветение.

Первые темно-фиолетовые женские стробилы появлялись на растении в небольшом количестве (1-6 шт.), на трехлетних привоях кедр европейского, преимущественно на вершине центрального побега, иногда – на одно- и двухлетних ветвях. При нормальных погодных условиях в период вегетации это происходит во второй-третьей декадах июня. На некоторых кедровых соснах образуются единичные мужские «колоски». Из-за малого количества собственной пыльцы мы проводили дополнительное опыление пыльцой кедр европейского, собранной на воронежской коллекционно-испытательной плантации кедровых сосен.

На следующий год, т.е. спустя четыре года после прививки, отмечали образование первых шишек с полнозернистыми семенами. До 12-летнего возраста урожай формируются через

два года, затем – через год. Постепенная стабилизация семеношения на начальном этапе онтогенеза привоев может быть связана с быстрым увеличением фитомассы хвои, синтезирующей пластические вещества.

С возрастом генеративная способность прививок постоянно усиливалась. В первые четыре и семь лет шишки в небольшом количестве, соответственно по 4 и 7 шт., образовывались на 48 и 65 % привоев. В девять лет плодоносило уже 80 % растений, на каждом из них формировалось в среднем по 16 шишек. С 12 лет при благоприятных погодных условиях и достаточном опылении шишки образовались на всех привоях: по 25-30 шт. – на 12-летних и по 55-58 шт. – на 14-летних (фото 8).

## 5.2. Формирование урожая

В урожайные годы вегетативный рост побегов ослабляется из-за большого расхода питательных веществ на созревающие в шишках семена. Чем выше урожай, тем резче снижается прирост (рис. 18). У плодовых деревьев, к которым относится и кедр европейский, при обильном плодоношении ослабляется снабжение корневой системы продуктами ассимиляции, снижается метаболическая и поглотительная способности корней (Казарян, 1969). В неурожайные годы эти процессы активизируются, прирост усиливается, и растроченные на плодоношение ресурсы восстанавливаются. Таким образом, взаимодействие между побегами, корневой системой и урожаем регулируется на организменном уровне.

Постепенно развивается женский генеративный ярус кроны. Его протяженность и количество плодоносящих побегов в нем являются фенотипическими признаками урожайности дерева, которые высоко наследуются в широком смысле ( $H^2$ ) в клоновом потомстве (Титов, 2004). Женский генеративный ярус

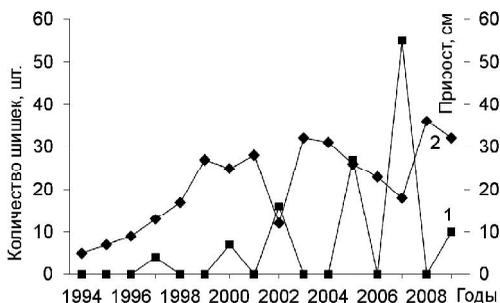


Рис. 18. Динамика урожая шишек (1) и прироста центрального побега (2) у 16-летних прививок кедр европейского.

кроны начинается возле вершины и заканчивается нижними плодоносящими ветвями первого порядка, толстыми или средней толщины. На их концах находятся плодоносящие побеги, которые отличаются повышенным диаметром, вдвое превышающим показатели ростовых побегов, и вертикальной ориентацией.

На 14-летних прививках кедр европейского данный ярус занимает 84-91 % всей кроны. Шишки образуются на 18-27 плодоносящих побегах или на 43-61 % общего числа. Они формируются на концах ветвей различных порядков ветвления (первого и второго – в верхней и средней частях кроны, первого – в нижней) и разного возраста – от вершинных, двухлетних до десятилетних, низко расположенных над землей. Образование шишек на ветвях нижних мутовок – генетически обусловленный показатель высокой урожайности генотипа. Основной урожай формируется в верхней и средней частях кроны. Здесь находятся 78-83 % плодоносящих побегов и 83-87 % шишек, выше энергия плодоношения побегов, характеризующаяся количеством шишек на одном побеге (2.0-2.4), чем на ветвях нижних мутовок.

Привои кедр европейского одинакового возраста на разновозрастных подвоях различаются по репродуктивной способности: общему количеству плодоносящих побегов – на 50 %, количеству шишек – на 53 % (табл. 20).

Данные внутриклоновые различия могут быть связаны с физиологической разнокачественностью прививаемых черенков, отобранных с ветвей разного возраста, диаметра и экспозиции.

В разных частях кроны 9-12-летних прививок изучаемые признаки отличаются по количественным показателям и амплитудой.

Таблица 20

**Количество плодоносящих побегов и шишек  
в кроне 14-летних прививок кедр европейского в Республике Коми**

Возраст боковых ветвей, лет	Количество плодоносящих побегов, lim			Количество шишек		Энергия плодоношения	
	шт.	общего числа, %	разница, %	lim, шт.	разница, %	lim, шт.	разница, %
1-4	6-8	28-41	133	12-17	142	2.0-2.1	6
5-8	9-13	72-80	144	21-31	148	2.3-2.4	2
9-12	3-6	28-62	200	5-10	200	1.7	0
Всего	18-27	43-61	150	38-58	153	2.1-2.2	2

литуде изменчивости: минимальные – в верхних четырех мутовках, максимальные – в нижних. Их варьирование в значительной степени зависит от особенностей развития ветвей в той или иной части кроны, что объясняется условиями питания и сложным взаимодействием ростовых корреляций с внешней средой. Наиболее благоприятные условия для роста и плодоношения имеются в средней части кроны 14-летних прививок. Здесь формируются более мощные ветви, наибольшее количество плодоносящих побегов от общего числа (72-80 %) с высшей энергией плодоношения (2.3-2.4 шишек) и образуется максимальное для данного возраста общее количество шишек (21-31 шт.)

Самая напряженная конкуренция за минеральное питание, влагу и свет происходит среди побегов нижнего яруса, поэтому в нем отмечается наибольшая внутриклоновая дифференциация привоев по количеству плодоносящих побегов и шишек при минимальных их значениях.

Таким образом, эндогенная дифференциация количества плодоносящих побегов, шишек и энергии плодоношения побегов зависит от положения в кроне. Оно определяет их физиологическое состояние, степень напряженности взаимоотношений и, в итоге, реализацию потенциальных возможностей вегетативных и генеративных органов. Однако степень изменения данных признаков не одинакова, что свидетельствует о различной их генетической и экологической обусловленности. Количество плодоносящих побегов и общее число шишек, отличаясь в разных частях кроны соответственно в 4.3 и 6.2 раза, в большей мере зависят от факторов внешней среды, чем от генотипа. Энергия плодоношения побегов, изменяясь не более чем на 42 %, указывает на высокую генетическую обусловленность признака.

Урожай кедровых орехов складывается из количества шишек и массы полнозернистых семян в шишке. В разные годы средняя масса полнозернистых семян в шишке у кедра европейского в подзоне средней тайги Республики Коми составляла 11-12 г. На семилетней прививке созревало 80-90 г кедровых орехов, на девятилетней – 180-200, на 12-летней – 300-330, на 14-летней – 560-600 г.

При наличии на 1 га плантации 400 деревьев сорта-клона кедра европейского «Карпатский», с учетом количества вступающих в плодоношение прививок в разном возрасте и при достаточном опылении, первый промышленный урожай в раз-

мере 56.3 кг формировался на девятилетних привоях. К 14 годам он возрастал до 226 кг/га (табл. 21). Последние данные сопоставимы с семенной продуктивностью 170-240-летних таежных насаждений кедра сибирского в зоне экологического оптимума в годы обильных урожаев (Ирошников, 1985).

Таблица 21

**Расчетная орехопродуктивность прививочной плантации  
в Республике Коми с использованием сорта-клона  
кедра европейского «Карпатский» в разные годы, кг/га**

Показатели	Возраст, лет				
	4	7	9	12	14
Количество плодоносящих привоев, шт.	142	260	320	400	400
Среднее количество шишек на привое, шт.	4	7	16	27	55
Масса семян на привое, г	48	84	176	297	565
Общий урожай семян, кг	6.8	21.8	56.3	118.8	226.0

По мере разрастания плодоносящего яруса биологический урожай кедровых орехов к 30-летнему возрасту удвоится и будет постепенно возрастать до 80-100 лет. При надлежащей агротехнике, внесении удобрений, удалении конкурирующей растительности он может превысить 800-1000 кг/га, достигнув показателей припоселковых кедровников – окультуренных разреженных насаждений, основное назначение которых – получение товарного ореха (Авров, 1989; Бех, Читоркин, 2006). Важным фактором, обеспечивающим максимальную реализацию потенциальной семенной продуктивности высокоурожайного клона, является достаточное его опыление. Необходимый пыльцевой режим на плантации обеспечивается при соблюдении ряда условий: одновременно с высокоурожайным клоном следует размещать клоны кедров европейского или сибирского, характеризующихся высокой пыльцевой продуктивностью и оплодотворяющей способностью, с синхронным с опыляемым клоном развитием генеративных органов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одна из основных задач современного лесоводства – сохранение бореальных лесов, возобновление которых лимитируется неблагоприятными внешними факторами: низкими температурами почвы, водным избытком или дефицитом и др. Исследование взаимодействия растений с естественной или измененной антропогенным влиянием средой обитания позволяет оценить диапазон толерантности растений, а также прогнозировать их поведение в различных условиях обитания. Совокупность морфофизиологических, популяционных, поведенческих и других особенностей вида обеспечивает возможность жизни в определенных условиях внешней среды.

Прививки кедра европейского на подвоях кедра сибирского хорошо адаптируются в подзоне средней тайги европейской части России. Это достигается за счет способности вида довольствоваться коротким вегетационным периодом, устойчивости к действию пониженных температур, высокой влажности воздуха и почвы, отсутствия конкуренции за элементы почвенного питания, физиологической пластичности фотосинтетического аппарата.

Морфофизиологические процессы регулируются величиной урожая и фитомассой прививок. Рост в высоту наследственно обусловлен и у данного клона не зависит от морфобиометрических показателей подвоя. Он тесно коррелирует ( $r = 0.79-0.90$ ) с общим количеством и общей длиной боковых ветвей привоя. Показателем успешной адаптации вегетативной сферы прививок кедра европейского является относительно стабильный в многолетнем цикле прирост центрального и боковых побегов.

Установлено, что на прививках, созданных черенками женской сексуализации, период половой дифференциации побегов в кроне значительно сокращается по сравнению с деревьями семенного происхождения. Побегі различного полового типа образуются с 9-10-летнего возраста.

Внутриклоновые размеры и масса хвои, охвоенность побегов довольно стабильны. Их эндогенная изменчивость, за исключением трехлетней хвои, варьирует на низком и среднем уровнях. Данные признаки наследственно высоко обусловлены.

Лист (хвоя) как орган растения представляет собой уникальную систему для поглощения и преобразования энергии Солнца в процессе фотосинтеза. Ключевая роль при этом принадлежит растительному пигменту хлорофиллу, являющемуся «фокусом или точкой в мировом пространстве, в которую с одного конца притекает энергия Солнца, а с другого берут начало все проявления жизни на Земле» (Тимирязев, 1948). Одновременно с формированием и ростом хвои в ней происходит накопление хлорофиллов, а также каротиноидов. Поздней осенью и зимой содержание зеленых и в меньшей степени – желтых пигментов в хвое снижается. Основной причиной служит понижение температуры воздуха и почвы. Тем не менее, сохранение в хвое достаточного количества фотосинтетических пигментов в зимний и весенний периоды года является одним из приспособлений к произрастанию в северных широтах, поскольку снижает затраты веществ и энергии на ежегодное формирование ассимиляционного аппарата в условиях неблагоприятных температур и низкого плодородия почв. Благодаря этому деревья кедр европейского способны ассимилировать углекислоту продолжительный период в течение года.

При плантационном выращивании в условиях среднетаежной подзоны физиологическая разнокачественность ассимиляционного аппарата кедр европейского, обусловленная возрастом хвои, проявляется в различном содержании пластидных пигментов, наличии компонентов виолаксантинового цикла, что в свою очередь отражается на его фотосинтетической деятельности. По полученным нами данным, хвоя кедр европейского способна поглощать  $\text{CO}_2$  с высокой скоростью до 3.5-4.5 мг  $\text{CO}_2$ / (г сухой массы ч), а в отдельные периоды – до 9 мг. Сформированная хвоя второго года жизни характеризовалась наилучшими показателями зависимости  $\text{CO}_2$ -газообмена от освещенности. Сохранение высокой скорости фотосинтеза хвои способствовало накоплению фотоассимилятов и их использованию в процессах роста и формирования шишек.

Впервые для кедр европейского выделены фазы и стадии развития макростробиллов в фазе «открытая шишка», соответ-

ствующие определенному физиологическому состоянию генеративных органов. Установлена возрастная динамика урожаев и их взаимосвязь с вегетативным ростом. В урожайные годы прирост побегов снижается, а в неурожайные – усиливается. Коррелятивные взаимодействия между урожаем, ростом побегов и корневых систем регулируются на организменном уровне.

Динамика и величина урожаев отражают индивидуальные особенности клонируемого материнского дерева и, в меньшей степени, влияние внешней среды. Использование на плантации сорта-клона кедра европейского «Карпатский» позволяет получать первый промышленный урожай семян (56 кг/га) уже в девятилетнем возрасте прививок. К 14 годам он достигает семенной продуктивности 170-240-летних таежных кедровников в зоне экологического оптимума кедра сибирского (200-230 кг/га). Данный сорт-клон перспективен для плантационного ореховодства в подзоне средней тайги Республики Коми.

В целом, функциональная организация ассимилирующих органов способна обеспечивать успешный рост прививок кедра европейского на плантациях в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока. Полноценная орехопродуктивность плантационных насаждений может быть достигнута использованием продуктивного и устойчивого в конкретных климатических условиях селекционного посадочного материала. Наиболее целесообразный способ создания орехоплодных насаждений кедров – заложение прививочных плантаций с использованием сорта-клона. Полученные результаты могут быть использованы при мониторинге основных лесообразующих видов, разработке мероприятий по сохранению генофонда и селекции.

## ЛИТЕРАТУРА

Авров Ф.Д. Посевные качества семян и фенологическое развитие деревьев припоселковых кедровников // Проблемы кедра. Томск, 1989. Вып. 1. С. 113-121.

Барская Е. И. Сезонные изменения хлоропластов и вызревание древесины в связи с состоянием покоя и морозоустойчивостью древесных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 21 с.

Бенькова А.В., Пашкин А.В. Фотосинтез сосны и лиственницы и его связь с радиальным приростом // Лесоведение. 2003. № 5. С. 38-43.

Бех И.А., Читоркин В.В. Рекомендации по формированию припоселковых кедровников. Томск, 2006. 39 с.

Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.

Болондинский В.К. Эколого-физиологические исследования динамики фотосинтеза у сосны обыкновенной // Эколого-физиологические исследования фотосинтеза и водного режима растений в полевых условиях. Иркутск, 1983. С. 27-36.

Болондинский В.К., Кайбияйнен Л.К. Динамика фотосинтеза в сосновых древостоях // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 1. С. 105-114.

Бухов Н. Г. Динамическая световая регуляция фотосинтеза // Физиология растений. 2004. Т. 51. № 6. С. 825-837.

Велисевич С.Н. О продолжительности жизни *Pinus sibirica* (Pinaceae) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 6. С. 877-884.

Галенко Э.П. Фитоклимат и энергетические факторы продуктивности хвойного леса европейского Севера. Л.: Наука, 1983. 128 с.

Гармаш Е.В., Головка Т.К. CO<sub>2</sub>-газообмен и рост *Rhaponticum carthamoides* (Wild.) Pjii в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. 1. Зависимость фотосинтеза и дыхания от внешних факторов // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 6. С. 854-863.

Голомазова Г.М. Влияние внешних факторов на фотосинтез хвойных. Красноярск: Изд-во Красноярского ун-та, 1987. 118 с.

Дудченко Л. Ароматы здоровья: лечение эфиромасличными растениями и эфирными маслами. Киев: «Ukrainian Oil Company»-«Глобус», 1997. 150 с.

*Загирова С.В.* Структура ассимиляционного аппарата и  $\text{CO}_2$ -газообмен у хвойных. Екатеринбург: УрО РАН, 1999. 108 с.

*Зеров Д.К.* Основные черты послеледниковой истории растительности Украинской ССР // Тр. конференции по спорово-пыльцевому анализу 1948 года. М.: МГУ, 1950. С. 43-61.

*Ирошников А.И.* Биологические свойства и изменчивость кедров сибирского // Кедровые леса Сибири. Новосибирск: Наука, 1985. С. 8-40.

*Казарян В.О.* Старение высших растений. М.: Наука, 1969. 312 с.

*Кайбияйнен Л.К.* Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев // Тр. Карельского научного центра. Петрозаводск, 2003. Вып. 5. С. 65-73.

*Картушенко И.В.* Фотосинтез подроста ели во вторичных сообществах южной тайги // Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М.: Наука, 1967. С. 237-242.

Климат Сыктывкара. Л., 1986. 124 с.

*Козий Г.В.* Четвертичная история восточно-карпатских лесов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Львов, 1950. 50 с.

*Крамер П.Д., Козловский Т.Т.* Физиология древесных растений. М., 1983. 462 с.

*Крамер П.Д., Козловский Т.Т.* Физиология древесных растений. М.: Гослесбумиздат, 1963. 628 с.

*Кривошеева А.А., Шавнин С.А.* Особенности температурных реакций первичных процессов фотосинтеза хвои сосны сибирской // Физиология растений. 1988. Т. 35. Вып. 6. С. 1064-1070.

*Кружилин А.С.* Взаимовлияние привоя и подвоя растений. М.: АН СССР, 1960. 272 с.

*Ладанова Н.В., Тужилкина В.В.* Структурная организация и фотосинтетическая активность хвои ели сибирской. Сыктывкар, 1992. 100 с.

*Ладыгин В.Г.* Биосинтез каротиноидов в хлоропластах водорослей и высших растений // Физиология растений. 2000. Т. 47. № 6. С. 904-923.

*Ладыгин В.Г., Ширшикова Г.Н.* Современные представления о функциональной роли каротиноидов в хлоропластах эукариот // Журн. общей биологии. 2006. Т. 67. № 3. С. 163-189.

*Ланина Л.Б.* Сибирский кедр в Печоро-Илычском заповеднике // Тр. Печоро-Илычского гос. заповедника. Сыктывкар, 1963. Вып. 10. С. 88-219.

*Любименко В.Н.* Исследование пигментов пластид. О связи хлорофилла с белками пластид // Избранные труды. Киев, 1963. Т. 26. С. 428-444.

*Малкина И.С.* Определение интенсивности фотосинтеза в кро-  
не взрослых деревьев // Физиология растений. 1978. Т. 25. Вып. 4.  
С. 792-797.

*Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных  
растений. М.: Наука, 1973. 282 с.

*Маслова Т.Г., Мамушина Н.С., Шерстнева О.А.* и др. Струк-  
турно-функциональные изменения фотосинтетического аппарата  
у зимневегетирующих хвойных растений в различные сезоны года  
// Физиология растений. 2009. Т. 56. № 5. С. 672-681.

*Минина Е.Г.* Определение пола у лесных древесных растений  
/ Тр. Ин-та леса АН СССР. 1960. Т. 47. С. 76-163.

*Минина Е.Г., Третьякова И.Н.* Геотропизм и пол у хвойных.  
Новосибирск: Наука, 1983. 200 с.

*Молчанов А.Г.* Баланс  $\text{CO}_2$  в экосистемах сосняков и дубрав в  
разных лесорастительных зонах. Тула: Гриф и К, 2007. 284 с.

*Некрасова Т.П.* Биологические основы семеношения кедр  
сибирского. Новосибирск: Наука, 1972. 274 с.

*Некрасова Т.П.* Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сиби-  
ри. Новосибирск: Наука, 1983. 170 с.

*Непомилуева Н.И.* Кедр сибирский на северо-востоке европей-  
ской части СССР. Л.: Наука, 1974. 184 с.

*Новицкая Ю.Е.* Сезонная и возрастная динамика основных  
фракций липидов хвои сосны обыкновенной // Физиолого-биохи-  
мические исследования сосны на Севере. Петрозаводск, 1978. С. 39-  
52.

*Новицкая Ю.Е., Манцырева Л.В., Трубино Г.И.* Годичная ди-  
намика пигментов пластид у ели в елово-лиственных насаждени-  
ях Севера // Устойчивость растений к низким положительным  
температурам и заморозкам и пути ее повышения. М.: Наука, 1969.  
С. 110-115.

*Обухов В.Д., Ларин В.Б.* Лесной фонд Республики Коми //  
Лесное хозяйство и лесные ресурсы Республики Коми. М., 2000.  
С. 307-330.

*Поздняков Л.К., Протопопов В.В., Горбатенко В.М.* Биологи-  
ческая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красно-  
ярск, 1969. 155 с.

*Правдин Л.Ф., Щербина К.Г.* Динамика содержания хлорофилла  
в хвое и жирность семян сосны обыкновенной разного географиче-  
ского происхождения // Тр. Ин-та леса и древесины СО РАН.  
М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 1. С. 90-98.

*Приалгаускойте Л. Л.* Динамика хлорофилла *a* и *b* и кароти-  
ноидов в хвое и плодах можжевельника обыкновенного // Тр. АН  
ЛитССР. 1962. Сер. В. Вып. 3. С. 105-123.

*Прокофьев А.А.* Некоторые физиологические особенности плодов и семян масличных растений // Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1964.

*Сабинин Д.А.* Физиология развития растений. М., 1963. 195 с.

*Сапожников Д.И., Красовская Т.А., Маевская А.Н.* Изменение соотношения основных каротиноидов пластид зеленых листьев при действии света // ДАН СССР. 1957. Т. 113. № 2. С. 465-467.

*Силкина О.В., Винокурова Р.И.* Сезонная динамика содержания хлорофиллов и микроэлементов в формирующейся хвое *Abies sibirica* и *Picea abies* // Физиология растений. 2009. Т. 56. № 6. С. 864-870.

*Смаглюк К.К.* Аборигенні хвойні лісоутворювачі. Ужгород: «Карпати», 1972. 112 с.

*Смаглюк К.К.* Семенная продуктивность сосны кедровой европейской в естественных древостоях Карпат // Половая репродукция хвойных. Новосибирск: Наука, 1973. Ч. II. С. 125-128.

*Стржалка К., Костецка-Гугала А., Латовски Д.* Каротиноиды растений и стрессовое воздействие окружающей среды: роль модуляции физических свойств мембран каротиноидами // Физиология растений. 2003. Т. 50. № 2. С. 188-193.

*Суворова Г.Г.* Фотосинтез хвойных деревьев в условиях Сибири. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2009. 195 с.

*Суворова Г.Г., Янькова Л.С., Копытова, Л.Д., Филиппова А.* Максимальная интенсивность фотосинтеза сосны обыкновенной и ели сибирской в Байкальской Сибири // Сибирский экологический журн. 2005. № 1. С. 97-109.

*Тимирязев К.А.* Избранные сочинения в 4-х томах. Солнце, жизнь и хлорофилл. М.: ОГИЗ-СЕЛЬХОЗГИЗ, 1948.

*Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1977. 302 с.

*Титов Е.В.* Гибридизация кедров сибирского. Воронеж: ВГЛТА, 2006. 128 с.

*Титов Е.В.* Плантационное лесовыращивание кедровых сосен. Воронеж: ВГЛТА, 2004. 165 с.

*Титов Е.В.* Погодичное изменение структурных признаков урожая у кандидатов в сорта-клоны кедров сибирского по семенной продуктивности // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. Красноярск: СибГТУ, 2010. С. 142-145.

*Титов Е.В.* Половые типы деревьев кедров сибирского // Лесоведение. 1991. № 4. С. 64-70.

*Титов Е.В.* Рост клонов плюсовых деревьев кедров сибирского на разновозрастных подвоях // Плодоводство, семеноводство, интродукция древесных растений. Красноярск: СибГТУ, 2000. С. 79-81.

*Тужилкина В.В.* Углекислотный обмен фотосинтетического аппарата древесных растений в спелом еловом фитоценозе северной тайги // Экология. 2006. № 2. С. 95-102.

*Туманов И.И., Гареев Э.З.* Влияние органов плодоношения на материнское растение // Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР. М., 1951. Т. 7. Вып. 2. С. 22-108.

*Уткин А.И., Ермолова Л.С., Уткина И.А.* Площадь поверхности лесных растений: сущность, параметры, использование. М.: Наука, 2008. 292 с.

*Ходасевич Э.В.* Фотосинтетический аппарат хвойных (онтогенетический аспект). Минск, 1982. 199 с.

Целительные ароматы природы. М.: Вече, 2004. 224 с.

*Цельникер Ю.Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 216 с.

*Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г.* и др. Рост и газообмен  $\text{CO}_2$  у лесных деревьев. М.: Наука, 1993. 256 с.

*Шавнин С.А., Фомин А.С.* Сезонные изменения флуоресценции хлорофилла хвой сосны обыкновенной // Физиология растений. 1993. Т. 40. № 2. С. 209-213.

*Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 287 с.

*Шертнева О.А., Маслова Т.Г., Мамушина Н.С.* и др. Структурно-функциональные показатели фотосинтетического аппарата у вечнозеленых растений в ходе круглогодичного цикла // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XX века: Матер. всерос. конф. Ч. 6. Экологическая физиология и биохимия растений. Интродукция растений. Петрозаводск, 2008. С. 149-152.

*Щепотьев Ф.Л., Рихтер А.А., Павленко Ф.А.* и др. Орехоплодовые лесные и садовые культуры. М.: Лесная пром-ть, 1985. 224 с.

*Эдвардс Дж., Уокер Д.* Фотосинтез  $\text{C}_3$  и  $\text{C}_4$  растений: механизмы и регуляция. М.: Мир, 1986. 598 с.

*Бобкова К.С., Тужилкина В.В., Галенко Э.П.* и др. Эколого-физиологические основы продуктивности сосновых лесов европейского северо-востока // Тр. Коми НЦ УрО РАН / Под ред. В.М. Швецово́й, Б.И. Груздева. Сыктывкар, 1992. 176 с.

*Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головки Т.К.* Деэпоксидация пигментов виолаксантинового цикла и тепловая диссипация световой энергии у трех бореальных видов вечнозеленых хвойных растений // Физиология растений. 2011. Т. 58. № 1. С. 139-143.

*Яцко Я.Н., Дымова О.В., Головки Т.К.* Пигментный комплекс зимне- и вечнозеленых растений в подзоне средней тайги европейского Северо-Востока // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 12. С. 1812-1820.

*Adams III W.W., Demmig-Adams B., Rosentiel T.N., Ebbert V.* Dependence of photosynthesis and energy dissipation activity upon growth form and light environment during the winter // *Photosynthesis Research*, 2001. V. 67. № 1-2. P. 51-62.

*Baig M.N., Tranquillini W.* The effects of wind and temperature on cuticular transpiration of *Picea abies* and *Pinus cembra* and their significance in desiccation damage at the alpine treeline // *Oecologia*, 1980. V. 47. № 2. P. 252-256.

*Beets P.N., Lane P.M.* Specific leaf area of *Pinus radiata*, as influenced by stand age, leaf age, and thinning // *N.Z. J. For. Sci.*, 1987. V. 17. № 2-3. P. 283-291.

*Benecke U., Schulze E-D., Matyssek R., Havranek W.M.* Environmental control of CO<sub>2</sub>-assimilation and leaf conductance in *Larix decidua* Mill. I. A comparison of contrasting natural environments // *Oecologia*. 1981. V. 50. № 1. P. 54-61.

*Cuttriss A., Pogson B.* Carotenoids. // *Plant Pigments and Their Manipulation* / Ed. K.M. Davies. Oxford: Blackwell Publishing, 2004. P. 57-91.

*Dalstein L., Torti X., Le Thiec D., Dizengremel P.* Physiological study of declining *Pinus cembra* (L.) trees in southern France // *Trees – Structure and Function*. 2002. V. 16. № 4-5. P. 299-305.

*DeLucia E.H.* The effect of freezing nights on photosynthesis, stomatal conductance, and internal CO<sub>2</sub> concentration in seedlings of Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Parry) // *Plant, Cell and Environment*. 1987. V. 10. № 4. P. 333-338.

*Demmig B., Bjorkman O.* Comparison of the Effect of Excessive Light on Chlorophyll fluorescence (77K) and Photon Yield of O<sub>2</sub> Evolution in Leaves of Higher Plants // *Planta*. 1987. V. 171. № 2. P. 171-184.

*Demmig-Adams B.* Linking the Xanthophyll Cycle with Thermal Energy Dissipation // *Photosynthesis Research*. 2003. V. 76. № 1-3. P. 73-80.

*Demmig-Adams B., Adams III W.W., Logan B., Verhoeven A.S.* Xanthophyll Cycle-dependent Energy Dissipation and Flexible Photosystem II Efficiency in Plant Acclimated to Light Stress // *Aust. J. Plant Physiol.* 1995. V. 22. P. 249-260.

*Demmig-Adams B., Adams W.W. III.* Carotenoid Composition in Sun and Shade Leaves of Plants with Different Life Forms // *Plant, Cell and Environment*. 1992. V. 15. № 4. P. 411-419.

*Demmig-Adams B., Adams W.* Xanthophyll Cycle and Light Stress in Nature: Uniform Response to Excess Direct Sunlight among Higher Plant Species // *Planta*. 1996. V. 198. P. 460-470.

*Edge R., McGarvey D.J., Truscott T.G.* The Carotenoids as Antioxidants – a Review // *Photochem. Photobiol.* 1997. V. 41. P. 189-200.

*Ensminger I., Sveshnikov D., Campbell D.A. e.a.* Intermittent Low Temperatures Constrain Spring Recovery of Photosynthesis in Boreal Scots Pine Forests // *Global Change Biology*, 2004. V. 10. P. 1-14.

*Frank H.A., Cogdell R.J.* Carotenoids in Photosynthesis // *Photochem. Photobiol.*, 1996. V. 63. P. 257-264.

*Gamper R., Mayr S., Bauer H.* Similar Susceptibility to Excess Irradiance in Sun and Shade Acclimated Saplings of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] and Stone Pine (*Pinus cembra* L.) // *Photosynthetica*, 2000. V. 38. № 3. P. 373-378.

*Garcia-Plazaola J.I., Olano J.M., Hernandez A., Becerril J.M.* Photoprotection in Evergreen Mediterranean Plants During Sudden Periods of Intense Cold Weather // *Trees*, 2003. V. 17. P. 285-291.

*Gilmore A.M.* Mechanistic Aspects of Xanthophyll Cycle-Dependent Photoprotection in Higher Plant Chloroplasts and Leaves // *Physiol. Plant.*, 1997. V. 99. P. 197-209.

*Gilmore A.M., Yamamoto H.Y.* Resolution of Lutein and Zeaxanthin Using a Non-encapped, Lightly Carbon-loaded C<sub>18</sub> High-performance Liquid Chromatographic Column // *Journal of Chromatography*, 1991. V. 543. P. 137-145.

*Golovko T., Dymova O., Yatsco Y., Tabalenkova G.* Photosynthetic Pigments Apparatus in the Northern Plants // *Handbook of Plant and Crop Stress*. 3d Edition / Ed. Pessarakli M. New-York e.a.: Marcel Dekker, Inc., 2011. P. 391-405.

*Hagner M.* The intra-provenance correlation between annual rhythm and growth of single trees of *Pinus silvestris* L. // *Stud. For. Suecica*, 1970. № 82.

*Han Q., Mukai Y.* Cold/ Acclimation and Photoinhibition of Photosynthesis Accompanied by Needle Color Changes in *Cryptomeria japonica* during the Winter // *J. For. Res.*, 1999. V. 4. P. 229-234.

*Han Q., Shinohara K., Kokubari Y., Mukai Y.* Photoprotective Role of Rhodoxanthin during Cold Acclimation in *Cryptomeria japonica* // *Plant Cell and Environment*, 2003. V. 26. P. 715-723.

*Havaux M., Ponfils J.-P., Lutz C., Nijgoi K.K.* Photodamage of the Photosynthetic Apparatus and Its Dependence on the Leaf Developmental Stage in the npq1 Arabidopsis mutants deficient in the Xanthophyll Cycle Enzyme Violaxanthin De-epoxidase // *Plant Physiol.*, 2000. V. 124. P. 272-284.

*Hirata Y., Sekiguchi R., Saitoh M., Kubota K., Kayama M.* Components of Pine Seed Lipids // *Yakagaku*, 1994. V. 43. P. 579-582.

*Hormaetxe K., Becerril J.M., Fleck I. e.a.* Functional Role of Red (retro) – carotenoids as Passive Light Filters in the Leaves of *Buxus sempervirens* L.: Increased Protection of Photosynthetic Tissues // *J. Exp. Bot.*, 2005. V. 56. № 420. P. 2629-2636.

*Hormaetxe K., Hernandez A., Becerril J.M., Carcia-Plazaola J.J.* Role of Red Carotenoids in Photoprotection during Winter Acclimation in *Buxus sempervirens* Leaves // Plant Biol., 2004. V.6. № 3. P. 325-332.

*Hurtin K.R., Marshall J.D.* Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition // Oecologia, 2000. V. 123. № 1. P. 32-40.

*Krivosheeva A., Tao D., Ottander C. e.a.* Cold Acclimation and Photoinhibition of Photosynthesis in Scots Pine // Planta, 1996. V. 200. P. 296-305.

*Larcher W.* Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups. Berlin, 2003. 514 p.

*Li M.H., Krauchi N., Dobbertin M.* Biomass distribution of different-aged needles in young and old *Pinus cembra* trees at highland and lowland sites // Trees – Structure and Function, 2006. V. 20. № 5. P. 611-618.

*Lichtenthaler H.K.* Chlorophylls and Carotenoids – Pigments of Photosynthetic Biomembranes // Methods in Enzymology / Eds. S.P. Colowick, N.O. Kaplan. San Diego: Acad. Press, 1987. V. 148. P. 350-382.

*Linder S.* Seasonal Variation of Pigments in Needles A Study of Scots Pine and Norway Spruce Seedlings Grown under Different Nursery Conditions // Studia forestalia suecica, 1972. № 100. 37 p.

*Martin B., Martensson O., Oquist G.* Seasonal effects on photosynthetic electron transport and fluorescence properties in isolated chloroplasts of *Pinus sylvestris* // Physiol. Plant., 1987. V. 44. P. 102-109.

*Martz F., Sutinen M-L., Derome K. e.a.* Effects of Ultraviolet (UV) Exclusion on the Seasonal Concentration of Photosynthetic and UV-screening Pigments in Scots Pine Needles // Global Change Biology, 2007. V. 13. P. 252-265.

*Miller N.J., Sampson J., Candeias L. e.a.* Antioxidant Activities of Carotenes and Xanthophylls // FEBS Letters, 1996. V. 384. P. 240-242.

*Nebel B., Matile P.* Longevity and senescence of needles in *Pinus cembra* L. // Trees – Structure and Function, 1992. V. 6. № 3. P. 156-161.

*Nooden L.D.* Whole Plant Senescence // Senescence and Aging in Plants / Eds. L.D. Nooden, A.C. Leopold. Academic Press: San Diego, 1988. P. 391-439.

*Oncel I., Yurdakulol E., Keles Y., Kurt L., Yildiz A.* Role of antioxidant defense system and biochemical adaptation on stress tolerance of high mountain and steppe plants // Acta Oecologica, 2004. V. 26. P. 211-218.

*Oquist G., Huner N.P.A.* Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants // *Annu. Rev. Plant. Biol.*, 2003. V. 54. P. 329-355.

*Ottander C., Campbell D., Oquist G.* Seasonal changes in photosystem II organisation and pigment composition in *Pinus sylvestris* // *Planta*, 1995. V. 197. № 1. P. 176-183.

*Phillip D., Ruban S., Horton P., Asato H., Yound A.J.* Carotenoid S1 Energy Level and Quenching in LHC II b // *Photosynth. Res.*, 1995. – Suppl.: Abstracts X Intern. Photosynth. Congress (Montpellier, France). P. 84.

*Pisek A., Winkler E.* Licht- und Temperaturabhängigkeit der CO<sub>2</sub>-Assimilation von Fichte (*Picea excelsa* Link), Zirbe (*Pinus cembra* L.) und Sonnenblume (*Helianthus annuus* L.) // *Planta*, 1959. V. 53. № 1. P. 532-550.

Principles of Radiation Measurements, LICOR. Inc. Режим доступа: [http://www.licor.com/env/PDF/Rad\\_Meas.pdf](http://www.licor.com/env/PDF/Rad_Meas.pdf).

*Raldugin V.A., Khan V.A., Dubovenko Zh.V., Pentegova V.A.* Scheme for the group separation of the components of Conifer oleoresins. Terpenoids of the oleoresin of *Pinus cembra* // *Khimiya Prirodnikh Soedinenii*, 1976. № 5. P. 609-613.

*Richardson A.D., Berlyn G.P., Gregoire T.G.* Spectral reflectance of *Picea rubens* (Pinaceae) and *Abies balsamea* (Pinaceae) needles along an elevational gradient, Mt. Moosilauke, New Hampshire, USA // *American Journal of Botany*, 2001. V. 88. № 4. P. 667-676.

*Robakowski P.* Species – specific Acclimation to Strong Shade Modifies Susceptibility of Conifers to Photoinhibition // *Acta Physiol. Plant.*, 2005. V. 27. № 3A. P. 255-263.

*Rohmeder E.M.* *Allgemeine Forstzeitung*, 1955, 7-8.

*Sapozhnikov D. I.* Investigation of the Violaxanthin Cycle // *Pure and Appl. Chem.*, 1973. V. 35. P. 47-61.

*Schindler C., Lichtenthaler H.K.* Photosynthetic CO<sub>2</sub>-Assimilation, Chlorophyll Fluorescence and Zeaxanthin Accumulation in Field Grown Maple Trees in the Course of a Sunny and Cloudy Day // *J. Plant. Physiol.* 1996. V. 148. P. 399-412.

*Verhoeven A. S., Swanberg A., Whiteman T., Whiteman J.* Seasonal Changes in Leaf Antioxidant Systems and Xanthophylls Cycle Characteristics in *Taxus x media* Growing in Sun and Shade Environments // *Physiol. Plant.*, 2005. V. 123. P. 428-434.

*Vogg G., Heiml R., Hansen J. e.a.* Frost Hardening and Photosynthetic Performance of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) Needles. I. Seasonal Changes in the Photosynthetic Apparatus and Its Function // *Planta*, 1998. № 204. P. 193-200.

*Wieser G., Gigele T., Pausch H.* The carbon budget of an adult *Pinus cembra* tree at the alpine timberline in the Central Austrian Alps // *Eur. J. Forest Res.*, 2005. V. 124. № 1. P. 1-8.

---

*Wieser G., Oberhuber W., Walder L. e.a.* Photosynthetic temperature adaptation of *Pinus cembra* within the timberline ecotone of the Central Austrian Alps // *Ann. For. Sci.*, 2010. V. 67. № 2.

*Willows R.D.* Chlorophylls // *Plant Pigments and their Manipulation* / Ed. Davies K. Blackwell Publishing, USA / Canada: CRS Press, 2004. P.23-56.

*Wolff R.L., Pedrono F., Pasquier E., Marpeau A.M.* General Characteristics of *Pinus* spp. Seed Fatty Acid Compositions, and Importance of 5-Olefinic Acids in the Taxonomy and Phylogeny of the Genus // *Lipids*, 2000. V. 35. № 1. P. 1-22.

**ДЛЯ ЗАМЕТОК**

---

*Научное издание*

Евгений Васильевич Титов  
Ольга Васильевна Дымова  
Игорь Владимирович Далькэ

БИОЛОГИЯ И ЭКОФИЗИОЛОГИЯ СОСНЫ КЕДРОВОЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ  
НА ПЛАНТАЦИИ В ПОДЗОНЕ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ  
СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРОПЫ

*Рекомендовано к изданию ученым советом  
Института биологии Коми НЦ УрО РАН*

Редакторы О.А. Гросу, Л.А. Федорова  
Оригинал-макет Е.А. Волкова  
Обложка О.В. Дымовой

Лицензия № 0047 от 10.01.99.

Подписано в печать 17.05.2012. Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага офсетная.  
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 6.0 + вклейка 0.5. Усл. печ. л. 6.25.  
Тираж 200. Заказ 23.

---

Редакционно-издательский отдел Коми НЦ УрО РАН.  
167982, ГСП, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 48.



Фото 1. Кедр европейский. Фото с [www.rodniki.bel.ru](http://www.rodniki.bel.ru).



Фото 2. Кедр европейский в снежном наряде. Фото Е.В. Титова.



Фото 3. Кедровая прививочная плантация в Республике Коми. Фото И.В. Далькэ.



Фото 4. Маточная прививка кедра европейского в Воронежской области в 25-летнем возрасте. Фото Е.В. Титова.



Фото 5. Измерение биометрических показателей прививок кедра европейского в подзоне средней тайги Республики Коми. Фото С.С. Немченко.



Фото 6. Определение видимого  $\text{CO}_2$ -газообмена и транспирации хвои кедра европейского газометрической системой LCPPro+ (Англия). Цифрами обозначены места отбора проб хвои для биохимического анализа пигментов и определения  $\text{CO}_2$ -газообмена, транспирации (УОХ «Междорское», 2 июня 2010 г.). Фото И.В. Далькэ.



Фото 7. Мужские пыльники на 12-летней прививке кедра европейско-го. Фото Н.Е. Сидоровой.



Фото 8. При достаточном опылении на прививках кедра европейского в Республике Коми формируются нормально развитые шишки с полнозернистыми семенами. Фото Н.Е. Сидоровой.