

С. Р. Водянова

**УСТОЙЧИВОСТЬ
ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ
В УСЛОВИЯХ
ЧУЙСКОЙ ДОЛИНЫ**

ФРУНЗЕ 1989

АКАДЕМИЯ НАУК КИРГИЗСКОЙ ССР
БОТАНИЧЕСКИЙ САД

С. Р. ВОДЯНОВА

УСТОЙЧИВОСТЬ
ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ
В УСЛОВИЯХ
ЧУЙСКОЙ ДОЛИНЫ

ФРУНЗЕ «ИЛИМ» 1989

Водянова Софья Рамазановна

В 62 Устойчивость хвойных растений в условиях Чуйской долины /Отв. ред. К.А.Ахматов; АН КиргССР, Ботанический сад.- Ф.: Илим, 1989.- 84 с.: илл., табл.

ISBN 5-8355-0047-5

Приведены результаты исследований засухо-, зимо- и солеустойчивости хвойных растений в условиях Северной Киргизии. Большое внимание уделено водному режиму растений в связи с их устойчивостью и приспособленностью к неблагоприятным условиям.

Предназначена для научных работников, занимающихся физиологией интродуцированных растений, специалистов лесного хозяйства и зеленого строительства.

Утверждено к печати Ученым Советом
Ботанического сада и принято РИСО
АН Киргизской ССР

Ответственный редактор доктор биол.наук К.А.Ахматов
Рецензенты: канд.биол.наук Д.Ш.Аширов; главный агроном
Совхоза декоративного садоводства Министерства
жилищно-коммунального хозяйства Е.А.Царенко.

2004000000 - 55
В _____ 47 - 88
М 453(II) - 89

ISBN 5-8355-0047-5

© Издательство "Илим", 1989

Ассортимент растений, применяемых в озеленении Чуйской долины Киргизии, в основном представлен листопадными породами. Хвойные встречаются реже.

Являясь ценными декоративными породами, хвойные обладают способностью в течение всего года улучшать состав воздуха, имеют санитарно-гигиеническое и лечебно-профилактическое значение. Выделяя в окружающую атмосферу фитонциды с бактерицидными и противогрибковыми свойствами, они образуют противомикробную среду, которая благотворно влияет на организм человека.

Для Чуйской долины характерны недостаток влаги в почве и воздухе, высокая температура воздуха и поверхности почвы в летний период, продолжительная холодная зима с частыми оттепелями, наличие засоленных участков. Введение хвойных пород в озеленение Чуйской долины невозможно без глубокого изучения степени их устойчивости и приспособленности к неблагоприятным условиям. Комплексное исследование засухо-, жаро-, зимо- и солеустойчивости растений позволяет установить возможные причины повреждения и гибели хвойных в новых для них условиях и правильно подобрать ассортимент. В этом и состояла наша задача. Работа проводилась с 1976 по 1982 г. на территории Ботанического сада Академии наук Киргизской ССР, в лесах Чуйской долины.*

× × ×

Водный режим — это интегральный показатель физиологического состояния растений в летний и зимний периоды. Поэтому исследователи уделяют большое внимание изучению водообмена растений (Иванов, 1925, 1941, 1946, 1956; Гордягин, 1925; Дадькин, 1952; Рязанцев, 1954; Папикян, 1957, 1958, 1966; Ахматов, 1960; Хлебникова и др., 1963; Чубарян, Кеворкова, 1965; Johnson, 1966; Niwinski, Zelawski, 1968; Терешин, 1968а, 1968б; Десятникова, 1973, 1975; Бирюкова и др., 1973, 1976; Акылбаев, 1977, 1978 и др.).

Наряду с общими вопросами водного режима исследователи рассматривают и особенности оводненности отдельных видов древесных растений в связи с их устойчивостью и приспособленностью к неблагоприятным условиям среды. Установлено, что нормальная овод-

* Выражаю глубокую благодарность сотрудникам лаборатории физиологии устойчивости растений: докт. биол. наук К. А. Ахматову за научное руководство, канд. биол. наук Л. И. Евдокимовой за многочисленные методические консультации, а также сотрудникам лаборатории древесных и кустарниковых растений проф. В. И. Ткаченко и канд. биол. наук С. Ф. Ясько за предоставление опытного материала.

ненность растительной ткани является важнейшим фактором поддержания оптимального уровня физиологических, а также биохимических процессов в растении. Недостаток воды приводит к обезвоживанию клеток, что вызывает изменение их нормальной структуры (Сисаян, 1940). Обезвоживание тканей растений приводит к нарушению и других основных жизненных процессов. По данным И.А.Тарчевского (1964, 1965), в результате сильного обезвоживания и перегрева происходят глубокие изменения структуры и функции фотосинтетического аппарата листьев растений. К.А.Ахматов (1976) выявил, что в засушливых условиях Киргизии устойчивость листьев древесных растений к обезвоживанию играет важную роль в адаптации их к засухе. По его данным, наиболее приспособленные к засушливым условиям виды древесных растений в большинстве случаев хорошо переносят обезвоживание. Неустойчивые к обезвоживанию виды характеризуются глубоко проникающей в почву корневой системой, бесперебойно обеспечивающей растения водой.

При изучении оводненности различных частей древесных растений важно установить, снижается ли количество воды в них до критического уровня. Работ, в которых рассматривается этот вопрос, сравнительно мало. Установлено, что количество влаги в тканях древесных растений не опускается до летального уровня (Иванов, 1946; Новицкая, 1971).

Некоторые исследователи особое внимание обращали на водоудерживающую способность тканей (Папикян, 1958, 1966; Чубарян, Кеворкова, 1965; Калининченко, 1968; Мурадов, 1971; Подгорный, 1972; Бирюкова и др., 1973, 1974, 1976; Сметана и Маланьин, 1974; Чешель, 1975; Дорофеева, 1978). Ими установлено, что более устойчивые и приспособленные к неблагоприятным условиям произрастания виды характеризуются повышенной водоудерживающей способностью листьев.

Одним из важных показателей водного режима растений является транспирация. Изучению интенсивности транспирации древесных растений в летний период посвящено значительное количество работ (Иванов, 1941, 1956; Гулидова, 1958, 1962; Папикян, 1958, 1966; Крамер и Козловский, 1963; Воронков, 1963; Ахромейко, 1965; Чубарян, Кеворкова, 1965; Судачкова и др., 1967; Терешин, 1968а,

1968б; Мурадов, 1970, 1971; Расторгуева, 1971; Окросцваридзе, 1971; Neuwirth, 1972; Подгорный, 1972; Десятникова, 1973, 1975; Лир и др., 1974; Чешель, 1975; Бирюкова, Харламова, 1976; Акылбаев, 1977, 1978; и др.). В них отмечается важное значение транспирации для нормальной жизнедеятельности древесных растений в засушливых условиях.

Основная роль транспирации в аридной зоне заключается в защите растений от перегрева (Ахматов, 1976). В холодный период года древесные растения не прекращают расхода воды на транспирацию. Величина расхода на зимнюю транспирацию крайне низка, но в некоторые бесснежные зимы прогрессирующее испарение при ничтожных компенсационных возможностях создает реальную предпосылку для иссушения молодых частей растений.

К числу первых исследований интенсивности транспирации древесных растений в зимний период относятся работы Л.А. Иванова (1925, 1941). По его данным, расход воды на транспирацию растений в холодный период года также, как и в летний, зависит от факторов внешней среды. Значительное влияние оказывают инсоляция, ветер, температура и относительная влажность воздуха.

А.А. Гордягин (1925) провел сравнительное изучение зимней транспирации в условиях Казани. Результаты исследований показали, что древесные растения в зимний период теряют значительное количество воды, причем потери отмечаются даже при температуре -18°C . Интенсивность транспирации у лиственных древесных пород выше, чем у хвойных, хотя зимой лиственные породы имеют меньшую испаряющую поверхность, чем хвойные. Исследования последних лет выявили, что пониженный расход влаги хвойными растениями связан с особенностями строения их покровных тканей (Хлебникова и др., 1963). Наиболее обстоятельные исследования по зимней транспирации древесных растений проведены в последние годы (Паникян, 1957, 1958; Ахматов, 1960; Хлебникова и др., 1963; Расторгуева, 1971; Акылбаев, 1978). Эти работы показывают, что расход воды растениями в холодное время года в разных климатических зонах неодинаков. Существует мнение, что в результате повышенной транспирации в холодное время года возможно повреждение и гибель древесных растений от "зимнего иссушения" (Гордягин, 1925; Кулагин, 1961). Причем наиболее опасно "иссушение" в период оттепелей, когда повышение температуры воздуха усиливает водоотдачу тканей расте-

ний. На опасность для жизнедеятельности древесных растений в переходный период от зимы к весне указывает и А.Ф.Портянко (1974). По данным автора, растения гибнут в результате высыхания надземных частей, которые в этот период начинают функционировать в отличие от корневой системы, находящейся еще в мерзлой почве. Некоторые исследователи утверждают, что минимальная влажность тканей хвойных пород в зимнее время даже при сильной транспирации не опускается до критического уровня (Хлебникова и др., 1963; Расторгуев, 1971).

Большое значение для определения устойчивости и приспособленности древесных растений к неблагоприятным условиям внешней среды имеет изучение их зимостойкости (по современным представлениям под зимостойкостью растений понимается способность противостоять комплексу неблагоприятных факторов в зимний период). Зимостойкость определяется не только действием экстремальных факторов в зимний период, но и летними условиями. И.В.Мичурин (1948) отмечал, что зимостойкость древесных растений обусловлена степенью завершенности важнейших жизненных процессов в период вегетации. Зависит она и от устойчивости растений к действию иссушающих факторов внешней среды (Остапович, 1949). По данным И.А.Смирнова (1977), в Северном Прибалхашье в связи с напряжением метеофакторов в зимний период наблюдалась гибель листопадных и вечнозеленых растений от зимнего иссушения.

По сведениям В.О.Казаряна (1959), "губительным для древесных растений оказывается зимний водный дефицит ветвей и побегов, наступающий при длительных зимних холодах и ветрах, то есть в период, когда полностью исключается поглощение и поднятие воды корневой системой, а потеря ее побегами увеличивается".

Одним из важных условий зимостойкости древесных растений является устойчивость их к низким отрицательным температурам — морозостойкость. Ее обуславливают глубина покоя и степень закалывания растения (Генкель и Окнина, 1964). В состоянии покоя ростовые процессы растений подавлены. Это связано со снижением физиологической активности, обособлением протоплазмы и разобщением плазмодесм при переходе растений в состояние покоя. В последние десятилетия в литературе большое внимание уделяется устойчивости древесных растений к сверхнизким температурам. По сообщению И.И.Туманова и О.А.Красавцева (1962а,б), при ступенчатом сниже-

нии температуры древесные растения не повреждаются при -195°C , т.к. происходит постепенное обезвоживание клеток и увеличение льда в межклетниках. При быстром замораживании лед образуется внутри клеток, что может привести растение к гибели.

Одним из лимитирующих факторов среды для успешного выращивания растений в засушливых условиях является высокая температура. В настоящее время роль высокой температуры в комплексном воздействии засухи на растения находит всеобщее признание. Исследования засухоустойчивости растений, проведенные в последние годы, позволяют выделить влияние в засушливых районах повышенных температур как самостоятельный фактор. К числу первых исследований по устойчивости растений к действию повышенных температур относятся работы Н.А.Хлебниковой (1932, 1937) и В.Ф.Альтергота (1936).

При изучении сущности теплового повреждения и устойчивости растений к высоким температурам многие исследователи обращали внимание на зависимость жароустойчивости от коллоидно-химических свойств протоплазмы (Генкель и Марголина, 1948; Генкель и Баданова, 1956). Жароустойчивые растения обладают, по их мнению, рядом специфических признаков: повышенной гидрофильностью коллоидов, значительной вязкостью протоплазмы.

Увеличение содержания аммиака в растениях при действии высокой температуры наблюдали Н.С.Петинов и Ю.Г.Молотковский (1957). Они считают основным защитным средством против аммиака — процесс дыхания. Под влиянием высоких температур у жароустойчивых растений снижается дыхательный коэффициент и происходит накопление органических кислот, которые являются акценторами вредного для растений аммиака.

Более обстоятельные сведения о сущности теплового повреждения дал В.Ф.Альтергот (1960). Им установлено, что при действии повышенных температур в растениях происходит глубокое нарушение обмена веществ, изменяется микроструктура протоплазмы и пластид, разрушаются белки с образованием промежуточных и конечных продуктов. Аммиак, образующийся в результате распада, действует губительно на растение. Дыхание происходит непродуктивно; освобождающаяся энергия идет не на синтетические процессы, а выделяется в виде тепла. Все эти нарушения в обмене веществ, происходящие под влиянием высокой температуры, могут привести к повреждению и даже гибели растений.

Большое внимание вопросу жароустойчивости древесных растений в засушливых условиях аридной зоны уделяет К.А.Ахматов (1976). На основании многолетних исследований он делает вывод, что высокая температура в засушливых условиях чаще всего вызывает патологические изменения в древесных растениях в тот период, когда в почве исчерпаны резервы влаги. Глубоко проникающая корневая система является одним из признаков приспособления растений для использования влаги из нижних непересыхающих горизонтов почвы в условиях засухи.

Одним из экологических факторов, ограничивающих произрастание древесных пород, является засоление почвы. Высокое содержание легкорастворимых непитательных солей вызывает нарушение нормального физиологического состояния растений. К числу наиболее крупных исследований по этому вопросу относятся работы А.А.Рихтера (1927), Б.А.Келлера (1940), П.А.Генкеля (1946, 1954), Л.И.Сергеева (1953), А.А.Шахова (1956), Б.П.Строгонова (1958, 1962), Г.В.Удовенко и сотр. (1970, 1972, 1974). По данным П.А.Генкеля (1954), у растений на засоленных почвах значительно изменяются коллоидно-химические свойства протоплазмы клеток (повышается вязкость и гидрофильность коллоидов протоплазмы). Эти изменения рассматриваются автором как приспособительные свойства растений, которые повышают их устойчивость к неблагоприятным условиям засоленных почв.

Большое значение гидрофильности коллоидов для солеустойчивости растений отметил А.А.Шахов (1956). Коллоидно-связанная вода, по его мнению, выполняет защитную роль для коллоидов плазмы против влияния на них больших концентраций солей. На основании своего экспериментального материала и многочисленных эколого-физиологических опытов других исследователей им предложена коллоидно-биологическая теория солеустойчивости растений, в основе которой лежат "положения: о разнокачественности приспособительного процесса и повышении гидрофильности плазмы как специфическом влиянии ионов солей, о создании в поколениях галорезистентного типа обмена веществ и об активных эколого-биологических реакциях растений на засоление почвы". Однако автор недостаточно внимания уделяет явлению разнокачественности засоления почвы.

Б.П.Строгонов (1962) при изучении солеустойчивости растений ка-

честву засоления придает большое значение. Им отмечено, что различные соотношения ионов солей в почве определяют разнообразие типов засоления (сульфатный, хлоридный и карбонатный), что обуславливает неодинаковые условия существования растений. Токсичность отдельных солей, входящих в состав почвенного раствора, различна. Л.И.Сергеев (1953) указывает на большую вредность для растений карбонатов, чем хлоридов и сульфатов. По данным Б.П.Строгонова (1962) и А.И.Смирнова (1972), сульфаты, по сравнению с хлоридами, менее токсичны для растений.

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что исследователи при изучении солеустойчивости растений придают важное значение обмену веществ (Шахов, 1956; Строгонов, 1962; Матухин, 1963; Удовенко и сотр., 1970). Наличие в почве легкорастворимых и непитательных солей создает неблагоприятные условия для роста растений. Соли, участвуя в биохимических превращениях, способствуют образованию в растениях биологически нежелательных продуктов, которые нарушают нормальный обмен веществ. Растения же, приспосабливаясь к действию вредных для них солей, изменяют направленность физиолого-биохимических процессов. Б.П.Строгонов и сотр. (1970) разработали схему токсического и защитного механизма в клетках растений в условиях засоления.

Для понимания природы устойчивости и приспособленности растений к неблагоприятным условиям внешней среды большой интерес представляет изучение углеводного обмена. Значительные исследования по углеводному обмену растений проведены И.И.Тумановым (1940) и Н.А.Максимовым (1952). Они показали, что в основе различной реакции древесных растений на неблагоприятные условия среды лежат изменения углеводного обмена веществ в них. Отмечено увеличение растворимых углеводов (моно- и дисахаридов) в тканях растений в зимнее время, которые, по данным ученых, в зимний период выполняют защитные функции, повышают устойчивость растений. Растворимые сахара играют защитную роль при тепловой денатурации белковых молекул протоплазмы (Александров, 1956, 1963). По данным А.С.Трошина (1956), они, адсорбируясь на белковых мицеллах растений, предохраняют их от влияния таких коагулирующих факторов, как высокая температура и солевая гипотония. Растворимые сахара стабилизируют дыхание растений, делая их менее чувствительными к действию повышенных температур воздуха и дыхательным ядам (Молотковский и Жесткова, 1964).

Таким образом, анализ литературных данных показывает, что авторы при изучении устойчивости и приспособленности растений к неблагоприятным условиям внешней среды в различной степени используют показатели водного режима, жароустойчивости, морозоустойчивости и солеустойчивости. Эти сведения имеют большое теоретическое и практическое значение при установлении возможностей произрастания и выживания тех или иных растений в экстремальных условиях среды.

Однако в ряде случаев устойчивость растений к разнообразным неблагоприятным условиям среды исследователи устанавливают по одному-двум показателям. Мы считаем, что при определении возможностей произрастания и выживания растений в сложных природных условиях с разнообразными неблагоприятными факторами наиболее приемлемым является комплексное их изучение.

ГЛАВА I. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследования. Основные экспериментальные исследования проведены в Ботаническом саду Академии наук Киргизской ССР (г. Фрунзе), расположенном в предгорной зоне Чуйской долины на конусах выноса рек Аламедин и Ала-Арча, на высоте около 800 м над ур.м. Некоторые наблюдения вели в условиях Чуйского лесхоза в ущелье Кегеты.

Климат района исследований резко континентальный (рис. I, табл. I). Среднегодовая температура воздуха, по многолетним данным, составляет $10,8^{\circ}\text{C}$. Самый теплый период года – июль (средняя температура $25,2^{\circ}\text{C}$), самый холодный – январь (средняя температура $-4,3^{\circ}\text{C}$). Продолжительность безморозного периода в среднем – 180 дней. Среднегодовое количество осадков в районе исследования равно 470,6 мм, с максимумом в апреле и мае, минимумом – в августе и сентябре. Среднегодовая относительная влажность воздуха, по многолетним данным, составляет 59,5%. Летние месяцы отличаются значительной сухостью воздуха. В июле в полуденные часы относительная влажность воздуха снижается до 20%.

Зима в районе исследования холодная, с частыми оттепелями неустойчивым снежным покровом. Абсолютный минимум в зимний период достигает $-28,0^{\circ}\text{C}$. Для весны характерны поздние заморозки.

Метеорологические условия района исследования за 1976-1979 гг.

Показатель	Месяц												За 4 года
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Температура воздуха, °C;													
среднемесечная	-4,3	-2;1	4,0	12,5	16,9	22,1	25,2	23,3	18,5	11,0	2,6	-0,3	10,8
абсолютно максимальная	13,3	16,2	18,2	29,4	29,7	34,4	37,8	36,9	31,2	27,2	21,9	17,3	37,8
абсолютно минимальная	-20,2	-20,0	-12,7	-1,1	4,6	9,0	14,1	8,9	4,7	-3,0	-9,8	-18,2	-20,6
Относительная влажность воздуха, среднемесечная, %	68,0	69,0	68,2	62,5	59,8	52,5	47,0	38,0	43,5	63,0	71,5	71,5	59,5
Сумма осадков, мм	30,4	30,4	36,1	96,3	81,0	43,7	9,6	5,0	18,6	49,5	27,6	42,4	470,6
Солнечное сияние, ч	137,3	130,8	134,5	183,5	265,5	316,4	347,1	305,9	271,4	171,6	137,0	100,1	2511,4

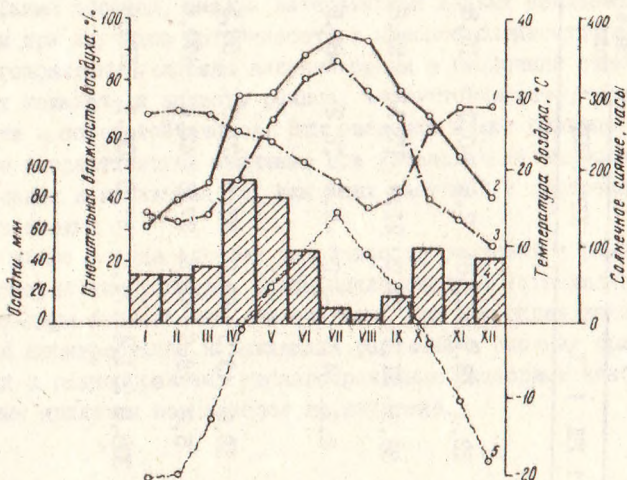


Рис. I. Годовой ход метеорологических показателей за 1976-1979 гг.: I — относительная влажность воздуха; 2 — абсолютная максимальная температура воздуха; 3 — солнечное сияние; 4 — осадки; 5 — абсолютная минимальная температура воздуха

Осень сухая и теплая, с ранним наступлением заморозков. Лето сухое и жаркое, с низкой влажностью воздуха. Абсолютный максимум температуры в летний период достигает $+37,8^{\circ}\text{C}$. Район исследований характеризуется повышенной солнечной радиацией. По многолетним данным продолжительность солнечного сияния равна $2511,4$ ч в год.

Почвы представлены обыкновенным сероземом (Мамытов и Ройченко, 1961) и состоят из валунно-галечниковых отложений, покрытых маломощным почвенным слоем (рис. 2). В верхнем слое почвы найдено много корней растений. С углублением встречается галька мелкого размера, почва становится более комковатой. На границе с галечниковыми отложениями — сутлинок темного цвета, почва уплотнена. В очень глубоких горизонтах залегают грунтовые воды. Почвенные растворы имеют одностороннее нисходящее направление. Распространению корней способствует чрезвычайно хороший дренаж почвы.

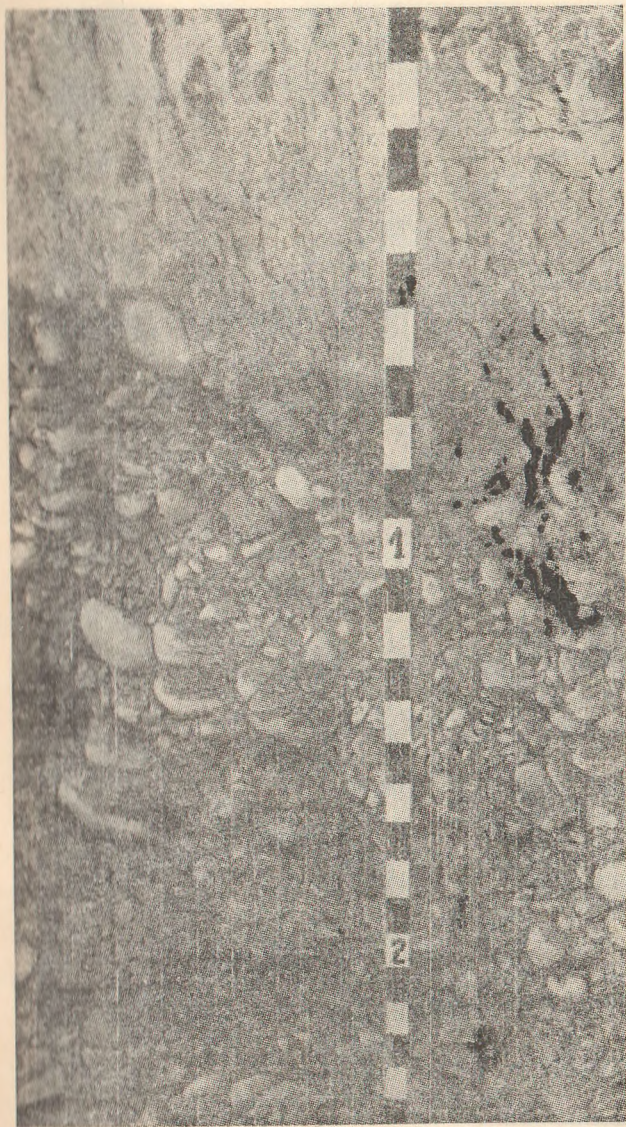


Рис. 2. Разрез почвенного профиля на опытном участке.

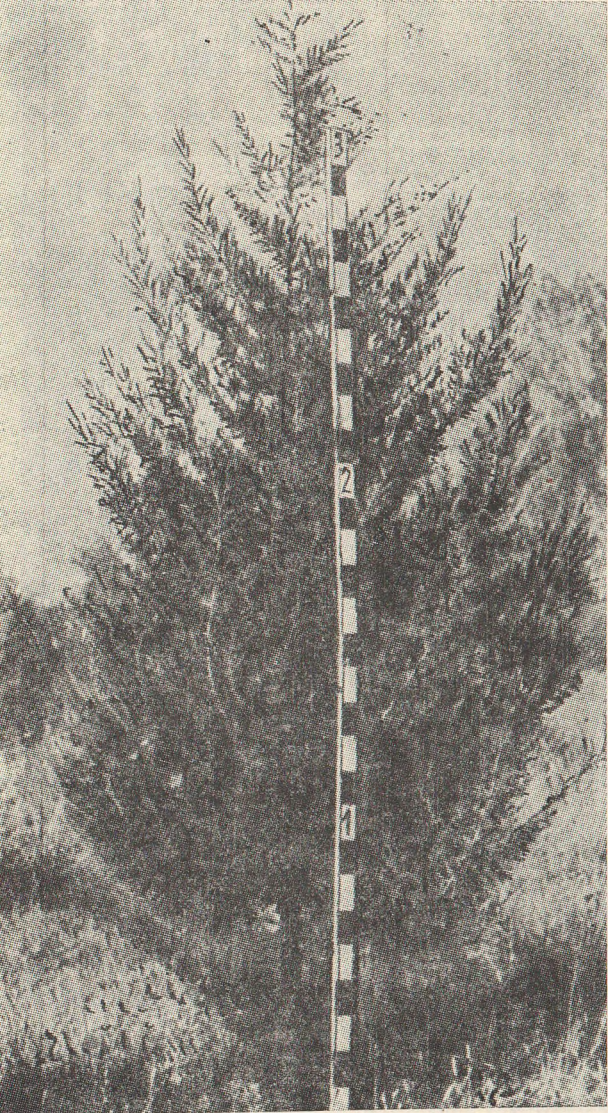


Рис. 3. *Juniperus virginiana* L. в возрасте 15 лет на территории Ботанического сада АН Киргизской ССР,



Рис. 4. Плодоносящая ветка *Juniperus virginiana* L

По нашим данным, наибольшая влажность почвы наблюдается в мае (табл.2). Летом (в июле и августе) наступает значительное иссушение почвы, в основном верхних горизонтов (0-50 см). На глубине 50-100 см влажность несколько выше и содержание влаги более стабильно, что имеет положительное значение для влаго - обеспеченности растений.

Почвенно-гидрологические условия района, как было изложено выше, являются очень жесткой средой для успешного роста и развития растений. В таких экстремальных условиях устойчивость хвойных растений в значительной степени зависит от строения и глубины проникновения корневой системы. Результаты наших исследований показали, что корневая система всех хвойных растений в основном поверхностная и у взрослых 14 - 20-летних растений не достигает двухметровой глубины.

Таблица 2

Влажность почвы, % на абсолютно сухой вес,
1980 г.

Глубина взятия проб, см	Дата		
	! 6.VI	! 4.VII	! 5.VIII
0 - 10	11,0	7,7	7,9
10 - 20	11,2	8,1	9,1
20 - 30	10,5	9,0	9,2
30 - 40	10,3	10,3	9,7
40 - 50	11,0	12,8	10,8
50 - 60	11,4	12,4	11,0
60 - 70	12,1	12,6	11,9
70 - 80	11,6	13,8	12,0
80 - 90	13,3	14,2	13,6
90 -100	14,0	14,6	12,9
Средняя по горизонтам			
0 - 50	10,8	9,6	9,3
50 -100	12,5	13,5	12,3

Объекты исследования. Объектами исследования служили следующие хвойные растения, имеющие большое значение для озеленения и

лесоразведения: *Abies alba* Mill. - пихта европейская, *Abies nordmanniana* (Stev.) Shpach. - пихта кавказская, *Abies sibirica* Ldb. - пихта сибирская; *Juniperus communis* L. - можжевельник обыкновенный, *Juniperus semiglobosa* Rgl. - можжевельник полушаровидный, *Juniperus seravschanica* Kom. - можжевельник зеравшанский, *Juniperus turkestanica* Kom. - можжевельник туркестанский, *Juniperus virginiana* L. - можжевельник виргинский; *Larix dahurica* Turcz. - лиственница даурская, *Larix decidua* Mill. - лиственница европейская, *Larix sibirica* Ldb. - лиственница сибирская; *Picea excelsa* Link. - ель обыкновенная, *Picea obovata* Ledeb. - ель сибирская, *Picea pungens* Engelm. - ель колючая, *Picea schrenkiana* Fisch. et Mey - ель Шренка; *Pinus montana* Mill. - сосна горная, *Pinus pallasiana* Lamb. - сосна крымская, *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr - кедр сибирский, *Pinus sylvestris* L. - сосна обыкновенная.

Растения произрастали на экспериментальном участке Ботанического сада АН КиргССР, возраст в 1976 г. составлял 14-20 лет. Отдельные растения выращивали в питомниках или в вазонах в условиях лаборатории. Некоторые виды в период исследования плодоносили (рис. 3 и 4).

Методы исследования. Для установления устойчивости и приспособленности хвойных растений к неблагоприятным условиям среды исследованы некоторые физиолого-биохимические показатели.

Из показателей водного режима изучали оводненность хвои и побегов растений, водоудерживающую способность, пороговый уровень обезвоживания, интенсивность транспирации.

Общая оводненность хвои и побегов определялась путем высушивания опытных образцов до постоянного веса при температуре 105°C.

Динамика потери воды изолированной хвоей определялась по А.А.Ничипоровичу (1926) и Ю.Л.Цельнику (1955). Опыты проводили в термостате при постоянной температуре 35°C и относительной влажности воздуха 30% с периодическим взвешиванием образцов через 2 ч.

Пороговый уровень обезвоживания исследовали по методике Ю.Л.Цельникер (1955) и Г.Н.Еремеева (1966) в модификации К.А.Ахматова (1976).

Интенсивность транспирации в летнее время определяли методом быстрого взвешивания срезанной хвои и побегов при помощи торзионных весов (Иванов, Силина, Цельникер, 1950).

Определение зимней транспирации растений осуществляли по методу Л.А.Иванова (1925) в модификации А.Я.Рязанцева (1954).

Значительный интерес в наших условиях представляет действие на растения температурного фактора. В связи с этим нами изучена устойчивость хвойных растений к повышенным и низким температурам.

Оценку зимостойкости растений проводили по шкале Н.К.Вехова (1949), а определение морозоустойчивости в климатической камере "FEUTRON" по методу С.Н.Дроздова и сотр. (1976).

Жароустойчивость растений устанавливали в термосных колбах по методу К.А.Ахматова (1976).

Определение растворимых сахаров проведено методом Бертрана (Плешков, 1968).

Солеустойчивость растений устанавливали по видоизмененному нами методу Б.П.Строгонова и Л.А.Остапенко (1941). Этот метод дает возможность сравнивать устойчивость растений к разным типам засоления: сульфатному, хлоридному, содовому. Метод заключается в следующем. В заранее приготовленные полиэтиленовые мешочки наливают по 50 мл растворов солей Na_2SO_4 , NaCl и Na_2CO_3 различной концентрации (NaCl и Na_2CO_3 — от 0,01 N до 1,0N растворов с интервалом 0,05N; Na_2SO_4 — от 0,1N до 1,5N). Затем в мешочки помещается хвоя и побеги на 24 ч. После суточного выдерживания в растворах солей пробы вынимаются и вставляются основаниями в отверстия пенопласта, лежащего на поверхности воды в ванночке. Наблюдения проводили в течение 2-3 дней. Погибшие от действия растворов солей части растения теряют нормальное состояние и окраску. Оценка повреждений ведется визуально. По высыханию и побурению исследуемых частей растений устанавливается степень устойчивости их к растворам солей. За критическую принимали повреждение 50%-й площади хвои и побегов.

При изучении физиологических показателей определяли влажность почвы, температуру и относительную влажность воздуха. Опытные образцы брали с южной стороны дерева со средней части кроны. Исследования проводили на однолетней хвое и таких же побегах растений. В летний период опытные образцы брали на 5 - 6-й день после полива. Повторность опытов 3 - 20-кратная. Экспериментальный материал обработан вариационно-статистическим методом.

ГЛАВА II. ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ УСТОЙЧИВОСТЬЮ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ

Динамика оводненности хвои

По разным климатическим зонам получены значительные сведения об оводненности хвойных растений. Н.И.Казимиров и др. (1972) отметили, что в условиях Карелии оводненность хвои *Picea excelsa* со сменой сезонов года заметно изменяется. Минимальное количество влаги в хвое наблюдается в конце весны и начале лета (май-июнь), что объясняется интенсивной транспирацией, а также усилением в этот период потребления

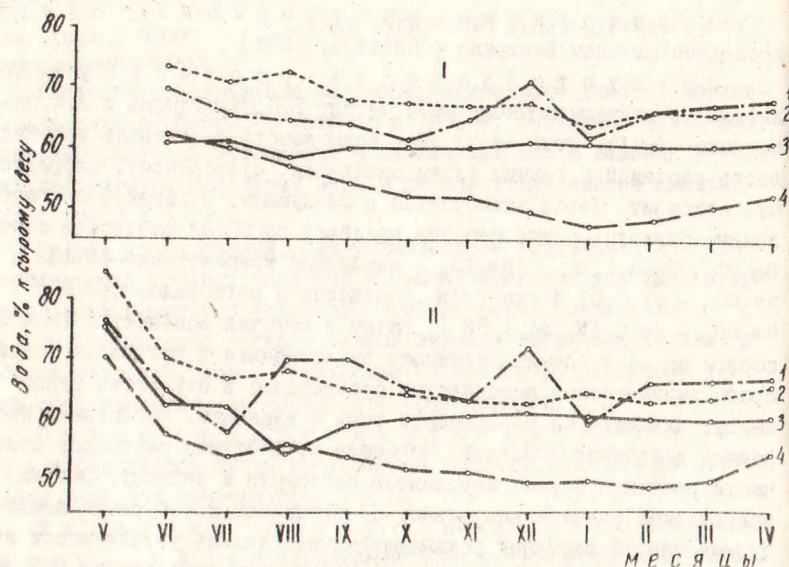


Рис. 5. Динамика оводненности хвои растений в 1976-1977 (I) и 1977-1978 (II) гг.

- I - *Picea obovata*;
- 2 - *Abies nordmanniana*;
- 3 - *Pinus sibirica*;
- 4 - *Juniperus communis*

води на ростовые процессы. В условиях Карелии оводненность хвои *P. excelsa* не опускается до критической величины. К.Д. Мухамедшин (1970) установил, что в можжевеловых лесах и редколесьях Тянь-Шаня оводненность хвои и побегов арчи в течение вегетации коррелирует с содержанием влаги в почве.

Изучение оводненности хвойных пород нами проводилось в годичной динамике. Результаты исследований показали, что степень оводненности хвои растений различна (табл.3). Минимальное количество воды отмечено в хвое *Pinus sibirica*, *Juniperus communis*, *J. virginiana*, *J. sibirica*, *J. turkestanica*, *J. semiglobosa*. Так, среднегодовая оводненность хвои *P. sibirica* в 1977-1978 гг. равнялась 61,5%, *J. communis* - 54,1% от сырого веса.

Высокооводненными являются *Abies nordmanniana*, *A. sibirica*, *Larix dahurica*, *L. sibirica*, *Picea obovata*, *P. excelsa*. Например, содержание общей воды в хвое *Abies nordmanniana* составляло 87,0%, *L. dahurica* - 82,6% от сырого веса.

Промежуточное положение между низко- и высокооводненными видами занимают *Abies alba*, *Pinus pallasiana*, *P. montana*, *P. sylvestris*, *Picea schrenkiana*, *P. pungens*, *Larix decidua*.

Среднегодовая оводненность хвои *Pinus sylvestris* в 1977-1978 гг. составляла 63,7%, *P. schrenkiana* - 62,7% от сырого веса.

Отмечены сезонные изменения оводненности хвои растений (см. табл.3, рис.5). Максимум воды в них содержится весной и в начале лета. В это время в почве имеется достаточное количество воды. В середине и конце вегетации оводненность хвои снижается вследствие увеличения возраста, а также в результате значительного иссушения корнеобитаемого слоя. Так, в хвое *Picea pungens* в 1977 г. общая оводненность в мае составляла 79,0%, июне - 66,3, июле - 64,0, в августе - 60,1% от сырого веса; в хвое *Pinus sylvestris* соответственно 76,4, 66,9, 64,2, 61,9% (см. табл.3). Такая же последовательность в изменении содержания воды в хвое у этих растений выявлена нами в предыдущем 1976 г.

Обращает на себя внимание амплитуда общей воды в хвое исследуемых растений в течение вегетационного периода (табл.4). Наибольшее отклонение от максимальной величины оводненности в летний период 1977 г. отмечено у хвои *L. decidua*, которое составило

Таблица 3

Количество воды в хвое растений в 1977-1978 гг., % от сырого веса

Растение	1977										1978										Сред- нее за год
	У	VI	VI	VI	VI	VI	VI	VI	VI	VI	У	VI	VI	VI	VI	VI	VI	VI	VI	VI	
<i>Juniperus communis</i>	70,5	57,6	54,0	55,7	54,0	52,2	51,5	50,1	49,8	49,3	50,0	54,3	54,1								
<i>Juniperus semiglobosa</i>	69,6	65,7	57,4	58,2	56,3	55,8	54,9	53,5	53,8	52,7	54,4	54,4	57,2								
<i>Juniperus turkestanica</i>	66,6	61,3	62,2	59,6	59,9	59,5	58,7	58,1	53,9	52,4	52,3	53,9	58,2								
<i>Juniperus seravschanica</i>	67,0	66,2	63,9	58,8	57,5	56,4	56,3	56,8	53,6	54,1	55,9	57,7	58,7								
<i>Juniperus virginiana</i>	63,0	62,7	67,8	65,8	60,2	58,7	57,0	57,6	56,7	58,1	57,2	59,4	60,5								
<i>Pinus sibirica</i>	75,2	62,7	62,1	54,7	59,0	60,2	60,7	61,4	60,9	60,2	60,4	60,6	61,5								
<i>Picea schrenkiana</i>	81,6	62,9	60,1	60,1	63,2	61,8	60,3	59,9	56,7	56,6	60,3	62,6	62,7								
<i>Pinus pallasiiana</i>	78,0	67,4	65,0	64,7	63,6	62,8	60,5	58,5	58,5	58,9	60,3	60,5	63,2								
<i>Pinus montana</i>	77,9	63,4	62,2	63,1	62,4	60,2	60,3	58,7	57,5	64,0	64,4	65,8	63,3								
<i>Picea pungens</i>	79,0	66,3	64,0	60,1	60,3	60,9	61,8	61,7	58,6	61,3	62,8	63,1	63,3								
<i>Pinus sylvestris</i>	76,4	66,9	64,2	61,9	61,2	61,6	61,6	61,1	59,2	62,2	62,2	65,5	63,7								
<i>Abies alba</i>	80,8	64,1	61,8	67,9	65,2	63,6	60,9	59,1	60,1	59,1	60,4	62,5	63,8								
<i>Picea excelsa</i>	81,8	65,1	58,0	81,3	60,8	61,2	63,4	64,7	55,9	66,0	60,2	62,2	65,1								
<i>Abies sibirica</i>	79,2	60,1	63,9	69,2	67,8	68,5	67,6	67,8	56,9	61,4	63,4	65,3	65,9								
<i>Picea obovata</i>	76,6	65,2	58,1	69,6	69,9	65,2	63,3	72,1	59,9	66,2	66,7	67,2	66,7								
<i>Abies nordmanniana</i>	84,7	70,9	67,2	68,6	65,0	64,6	63,5	63,1	64,4	63,5	63,5	65,4	67,0								
<i>Larix decidua</i>	74,2	66,5	57,6	85,1	-	-	-	-	-	-	-	-	70,9								
<i>Larix sibirica</i>	76,9	74,6	63,5	71,0	-	-	-	-	-	-	-	-	71,5								
<i>Larix dahurica</i>	82,2	77,1	83,9	87,1	-	-	-	-	-	-	-	-	82,6								

27,5%, *Picea excelsa* - 23,3%, незначительное у *Pinus montana* - 1,2%, *P. pallasiana* - 2,7%, *J. turkestanica* - 2,6%. У других пород амплитуда содержания воды в хвое находилась в пределах от 3,6 до 11,5%.

Необходимо указать на некоторую стабильность в оводненности хвои у отдельных испытуемых растений в течение летнего периода (*Juniperus communis*, *J. turkestanica*, *J. virginiana*, *Abies nordmanniana*, *Picea pungens* и др.). Так, у *J. turkestanica* общая оводненность хвои в июне 1977 г. составляла 61,3%, июле - 62,2, в августе - 59,9%, у *A. nordmanniana* - соответственно 70,9, 67,2, 68,6% от сырого веса (табл.3).

По сообщению К.А.Ахматова (1976), стабильное содержание воды в растениях в течение вегетации обуславливает нормальную жизнедеятельность их в условиях засухи.

В осенние и зимние месяцы, по сравнению с летними, оводненность исследуемых частей растений несколько снижается. Однако содержание воды в них довольно высокое. Так, общая оводненность хвои *A. nordmanniana* в сентябре 1977 г. составляла 65,0% от сырого веса, в декабре - 63,1%. У *J. turkestanica* соответственно 59,9 и 58,1% от сырого веса (табл.3).

Следует отметить, что у *Picea obovata* в отличие от других растений, в зимний период наблюдается повышение общей оводненности хвои (табл.3, рис.3). Вероятно, это приспособительное свойство данного растения, интродуцированного в другие экологические условия.

Максимум содержания общей воды в хвое у исследуемых растений в течение зимнего периода колеблется. У большинства из них наибольшее количество воды в хвое было в декабре, наименьшее - в январе. В феврале у одних растений содержание воды в хвое повышается, у других - снижается, у третьих - остается почти без изменений. Так, в 1977-1978 гг. (см. табл.3) в исследуемых частях у *Picea excelsa* в декабре содержалось воды 64,7%, январе - 55,9, феврале - 66,0% от сырого веса; у *A. nordmanniana* соответственно 63,1, 64,4, 63,5%, у *Juniperus semiglobosa* - 53,5, 53,8, и 52,7%. Примерно такие же показатели по оводненности растений были и в зимний период 1976-1977 гг. (табл.4).

Разница оводненности хвойных растений в течение зимнего периода 1977-1978 гг. оказалась наибольшей у *Picea obovata* (12,2%), *Abies sibirica* (10,9%), наименьшей - у *Pinus pallasiana* (0,4%), *Juniperus communis* (0,8%).

Таблица 4

Изменчивость общего содержания воды в хвое растений
в летний и зимний периоды 1977-1978 гг., % от сырого
веса

Растение	Сред- нее за год	Лето			Зима		
		макс.	мин.	ампли- туда	макс.	мин.	ампли- туда
<i>Juniperus communis</i>	54,1	57,6	54,0	3,6	50,1	49,3	0,8
<i>Juniperus semiglobosa</i>	57,2	65,7	57,4	8,3	53,8	52,7	1,1
<i>Juniperus turkestanica</i>	58,2	62,2	59,6	2,6	58,1	52,4	5,7
<i>Juniperus seravschanica</i>	58,7	66,2	58,8	7,4	56,8	53,6	3,2
<i>Juniperus virginiana</i>	60,5	67,8	62,7	5,1	58,1	56,7	1,4
<i>Pinus sibirica</i>	61,5	62,7	54,7	8,0	61,4	60,2	1,2
<i>Picea schrenkiana</i>	62,7	66,1	60,1	6,0	59,9	56,6	3,3
<i>Pinus pallasiana</i>	63,2	67,4	64,7	2,7	58,9	58,5	0,4
<i>Pinus montana</i>	63,3	63,4	62,2	1,2	64,0	58,7	1,3
<i>Picea pungens</i>	63,3	66,3	60,1	6,2	61,7	58,6	3,1
<i>Pinus sylvestris</i>	63,7	66,9	61,9	5,0	62,2	59,2	3,0
<i>Abies alba</i>	63,8	67,9	61,8	6,1	60,1	59,1	1,0
<i>Picea excelsa</i>	65,1	81,3	58,0	23,3	66,0	64,7	1,3
<i>Abies sibirica</i>	65,9	69,2	60,1	9,1	67,8	56,9	10,9
<i>Picea obovata</i>	66,7	69,6	58,2	11,5	72,1	59,9	12,2
<i>Abies nordmanniana</i>	67,0	70,9	67,2	3,7	64,4	63,1	1,3
<i>Larix decidua</i>	70,9	85,1	57,6	27,5	-	-	-
<i>Larix sibirica</i>	71,5	74,6	63,5	11,1	-	-	-
<i>Larix dahurica</i>	82,6	87,1	77,1	10,0	-	-	-

У некоторых испытуемых растений в течение зимнего периода наблюдается стабильная оводненность тканей (*Juniperus communis*, *J. semiglobosa*, *Abies alba*, *Pinus pallasiana*, *P. sibirica*). Стабильная оводненность тканей хвойных растений в зимний период, как и в летний, по-видимому, обуславливает их нормальную жизнедеятельность.

Обобщая результаты наших исследований, можно сделать вывод, что оводненность хвои исследуемых растений в течение года значительно изменяется. Максимум воды в них наблюдается в начале вегетации, в период активных ростовых процессов. В середине и конце вегетационного периода, по мере ослабления ростовых процессов и возрастных изменений хвои, оводненность растений сни-

жается. В осенний и зимний периоды она значительно ниже, чем в весенне-летний. Однако содержание воды в хвое довольно высокое. К весне, в связи с активизацией физиологических и биохимических процессов в тканях растений, количество влаги в них повышается.

Степень оводненности хвои растений различна. Наиболее водоообогащенными являются *Larix dahurica*, *L. sibirica*, *Abies nordmanniana*, *A. sibirica*, *Picea obovata*, *P. excelsa*, менее оводненными - *Juniperus semiglobosa*, *J. seravschanica*, *J. turkestanica*, *J. communis*, *Pinus sibirica*. Среднее положение занимают *Abies alba*, *Pinus pallasiana*, *P. montana*, *P. sylvestris*, *Picea schrenkiana*, *P. pungens*, *Larix decidua*.

Водоудерживающая способность хвои

Водоудерживающая способность листьев является одним из важнейших показателей водного режима хвойных растений и по ней можно судить об их устойчивости и приспособленности к засушливым условиям среды (Папикян, 1958; Дорофеева, 1978).

Многочисленными опытами доказано, что водоудерживающая способность у различных хвойных растений неодинакова (Чубарин, Кеворкова, 1965; Подгорный, 1972). В наших экспериментах она также различна (табл. 5^к, рис. 6). Пониженной водоудерживающей способностью характеризуются *Larix dahurica*, *L. decidua*, *L. sibirica*, *Abies sibirica*, *A. nordmanniana*, *Juniperus virginiana*. Так, в 1976 г. потеря воды хвоей от ее первоначального содержания в наиболее засушливый период (июль) у *A. nordmanniana* при 12-часовой экспозиции составляла 26,3%, а у *A. sibirica* - 30,0%, в 1977 г. соответственно 26,8 и 27,7%.

Повышенная водоудерживающая способность отмечена у *Pinus sibirica*, *Picea schrenkiana*, *P. pungens*, *P. excelsa*, *Juniperus seravschanica*. Потеря воды хвоей от ее первоначального количества в июле у *P. sibirica* в 1976 г. составляла 8,5%, а у *P. pungens* - 9,6%, в 1977 г. у этих же растений - по 8,1%.

Среднее положение по степени удержания воды хвоей растений занимают *Abies alba*, *Juniperus semiglobosa*, *J. communis*, *J. turkestanica*, *Picea obovata*, *Pinus pallasiana*, *P. sylvestris*, *P. montana*.

Потери воды измеряли от ее первоначального содержания через указанный в таблице период

Таблица 5

Динамика водоудерживающей способности хвои растений в 1976-1977 гг.

Растение	Потери воды (%)											
	1976						1977					
	2ч	4ч	6ч	8ч	10ч	12ч	2ч	4ч	6ч	8ч	10ч	12ч
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
22 июня												
<i>Larix dahurica</i>	26,2	33,9	51,4	-	-	-	20,6	30,9	54,2	-	-	-
<i>Larix decidua</i>	15,4	29,7	40,0	-	-	-	12,7	24,9	35,1	-	-	-
<i>Larix sibirica</i>	20,8	28,2	-	-	-	-	21,2	26,5	32,1	-	-	-
<i>Abies nordmanniana</i>	14,9	25,3	31,0	33,5	40,6	51,8	14,9	18,9	21,8	25,6	30,2	32,6
<i>Abies sibirica</i>	12,1	17,1	21,8	27,2	30,6	36,6	15,0	18,0	26,6	35,5	-	-
<i>Juniperus virginiana</i>	9,2	17,7	21,1	25,7	34,8	-	12,4	15,4	18,1	23,0	29,4	32,9
<i>Juniperus semiglobosa</i>	10,0	15,5	21,0	23,5	27,3	32,6	13,8	15,2	18,8	21,9	22,5	25,4
<i>Juniperus communis</i>	10,1	13,2	16,7	19,3	27,7	32,5	11,1	13,9	16,3	18,6	20,2	23,8
<i>Pinus sylvestris</i>	12,3	17,3	20,7	22,8	26,8	30,7	11,7	14,6	18,1	21,5	24,3	29,9
<i>Juniperus turkestanica</i>	10,2	14,5	19,3	20,1	23,7	29,3	12,3	14,3	17,1	22,3	26,9	30,1
<i>Abies alba</i>	11,1	16,0	20,3	22,8	25,6	28,8	10,7	12,9	14,4	16,7	20,7	26,9
<i>Pinus pallasiana</i>	10,0	12,9	17,8	20,2	25,0	28,5	10,8	13,7	17,7	20,7	24,3	28,4
<i>Picea obovata</i>	9,2	11,9	13,7	19,9	25,4	27,9	9,9	13,8	15,0	19,8	23,4	26,7
<i>Pinus montana</i>	12,3	15,3	19,2	23,7	27,3	27,7	12,5	13,4	15,1	17,3	12,3	22,0
<i>Juniperus seravschanica</i>	10,1	13,2	16,7	18,8	24,0	26,7	11,0	14,1	19,0	21,6	22,3	23,1
<i>Picea schrenkiana</i>	9,8	12,3	13,6	14,8	20,5	23,3	8,5	8,9	9,4	9,6	10,1	10,3
<i>Picea pungens</i>	11,3	14,4	16,0	20,1	22,4	24,5	8,6	9,5	9,5	9,9	11,1	11,2
<i>Picea excelsa</i>	8,6	9,7	13,2	15,5	17,6	19,9	8,6	10,0	12,7	15,1	15,8	17,6
<i>Pinus sibirica</i>	3,1	5,7	6,0	8,5	12,6	15,8	3,6	8,8	9,1	12,8	12,0	12,8

	I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	22												
<i>Larix dahurica</i>	19,1	30,1	49,7	-	-	-	-	20,3	29,9	55,4	-	-	-
<i>Larix decidua</i>	18,2	29,6	41,5	-	-	-	-	20,2	29,1	43,7	-	-	-
<i>Larix sibirica</i>	28,6	32,8	40,5	-	-	-	-	23,2	31,3	40,0	-	-	-
<i>Abies nordmanniana</i>	8,3	15,3	20,8	23,0	25,4	26,3	9,2	13,1	17,0	18,6	20,7	26,8	
<i>Abies sibirica</i>	8,0	12,3	19,5	21,6	28,0	30,0	8,2	10,0	17,0	20,9	25,7	27,7	
<i>Juniperus virginiana</i>	8,5	11,5	13,4	16,6	18,0	20,6	8,8	13,6	17,0	19,0	21,1	25,6	
<i>Juniperus semiglobosa</i>	8,7	11,0	13,2	17,2	19,8	22,2	8,2	11,2	14,7	15,6	17,9	21,0	
<i>Juniperus communis</i>	7,4	10,1	13,2	15,8	19,0	20,9	6,3	9,9	13,6	16,4	19,5	22,3	
<i>Pinus sylvestris</i>	9,7	11,7	13,6	17,5	18,8	21,3	10,1	12,4	14,2	18,0	18,5	20,1	
<i>Juniperus turkestanica</i>	8,2	12,3	18,2	19,9	22,7	24,9	9,0	14,0	17,7	19,6	23,0	27,2	
<i>Abies alba</i>	6,3	10,3	13,3	16,8	18,8	23,3	6,2	9,6	14,2	17,9	20,6	24,1	
<i>Pinus pallasiana</i>	4,0	7,0	9,4	12,2	15,9	22,6	4,3	6,4	9,0	12,0	15,1	22,4	
<i>Picea obovata</i>	3,6	5,2	7,6	8,8	11,2	12,6	4,4	6,2	8,8	11,2	15,1	20,0	
<i>Pinus montana</i>	8,7	11,0	15,2	18,5	20,6	22,1	8,6	11,1	14,9	17,7	19,5	21,1	
<i>Juniperus seravschanica</i>	6,1	9,3	12,2	17,4	19,6	22,9	5,5	8,8	11,7	16,8	18,6	22,7	
<i>Picea schrenkiana</i>	1,5	3,2	5,2	6,2	9,4	10,3	2,9	5,8	5,8	6,6	7,1	8,7	
<i>Picea pungens</i>	2,6	5,0	6,3	7,6	8,3	9,6	1,6	2,3	4,9	5,4	7,4	8,1	
<i>Pinus excelsa</i>	4,1	5,3	7,3	8,3	10,6	14,8	4,1	5,1	6,3	9,7	10,4	12,2	
<i>Pinus sibirica</i>	2,3	2,4	4,1	5,3	7,5	8,5	2,3	2,7	5,1	6,7	6,8	8,1	

	I	! 2	! 3	! 4	! 5	! 6	! 7	! 8	! 9	! 10	! 11	! 12	! 13
	22 августа												
<i>Larix dahurica</i>	22,8	36,0	-	-	-	-	-	17,4	35,9	-	-	-	-
<i>Larix decidua</i>	20,8	25,1	34,7	-	-	-	-	24,5	36,4	-	-	-	-
<i>Larix sibirica</i>	28,8	32,5	-	-	-	-	-	25,7	34,7	-	-	-	-
<i>Abies nordmanniana</i>	10,1	12,5	14,6	16,3	27,1	28,9	10,5	12,1	15,2	18,0	22,7	27,6	
<i>Abies sibirica</i>	10,2	12,1	14,3	25,3	25,9	27,5	11,8	17,4	22,4	23,4	25,0	25,6	
<i>Juniperus virginiana</i>	10,0	12,2	14,4	18,3	23,4	27,7	11,7	15,9	22,7	27,0	30,2	32,3	
<i>Juniperus semiglobosa</i>	12,6	15,9	18,2	12,6	23,2	26,3	11,7	16,1	16,2	18,1	21,0	22,5	
<i>Juniperus communis</i>	9,7	10,1	11,8	13,4	22,1	28,0	10,0	11,6	18,8	21,8	25,1	28,4	
<i>Pinus sylvestris</i>	14,1	20,5	21,7	22,8	24,8	27,1	10,9	14,5	16,4	18,1	20,2	22,5	
<i>Juniperus turkestanica</i>	14,4	16,7	18,0	19,9	21,6	25,0	10,0	16,3	18,3	20,0	22,2	25,1	
<i>Abies alba</i>	11,2	16,3	18,3	18,9	22,0	24,7	10,8	14,4	16,5	18,7	20,5	25,3	
<i>Pinus pallasiana</i>	10,2	12,4	16,2	20,1	21,3	22,8	10,1	14,5	16,3	18,5	19,4	20,7	
<i>Picea obovata</i>	10,8	12,6	14,1	16,3	18,7	23,0	8,3	8,6	10,4	12,1	14,5	16,3	
<i>Pinus montana</i>	9,7	10,2	14,0	15,6	18,7	24,5	11,0	17,0	18,2	20,1	22,1	26,2	
<i>Juniperus seravschanica</i>	7,8	8,6	14,4	15,4	16,2	16,7	10,0	11,9	14,1	16,7	18,8	20,8	
<i>Picea schrenkiana</i>	7,5	8,6	10,3	11,3	14,4	18,0	7,7	13,5	14,7	15,6	16,2	18,3	
<i>Pinus pungens</i>	10,1	11,2	13,1	14,6	16,5	18,1	8,5	10,2	11,8	14,2	15,1	16,5	
<i>Picea excelsa</i>	9,1	11,6	12,8	14,8	15,6	15,6	7,7	10,4	10,9	11,7	14,1	14,7	
<i>Pinus sibirica</i>	9,3	10,2	11,3	12,5	14,1	15,5	8,9	9,6	10,1	11,8	12,6	14,5	

В большинстве случаев пониженная водоудерживающая способность наблюдается у видов родов *Larix* и *Abies*, а повышенная — *Picea*. Виды родов *Pinus* и *Juniperus* занимают промежуточное положение.

Т.Г.Чубарян и Л.Б.Кеворкова (1965) указывают, что в условиях г.Еревана хвоя *Larix sibirica* по сравнению с хвоей представителей родов *Pinus* и *Picea* имеет более слабую водоудерживающую способность.

Наибольшая водоотдача исследуемых частей большинства хвойных пород отмечена в первые часы экспозиции. При последующих экспозициях она снижается. Так, в июне 1976 г. после двухчасовой экспозиции у хвои *Pinus pallasiana* потеря воды от ее первоначального содержания составляла 10,0%, а после четырехчасовой — 12,9%. Таким образом, разница при последующей экспозиции была равна всего 2,9%. В июне 1977 г. у этого же растения разница между двух- и четырехчасовыми экспозициями составила также 2,9% воды от первоначального ее содержания (13,7% — 10,8%).

Следует указать, что водоудерживающая способность хвои исследуемых растений меняется в течение вегетации. В июле и августе отмечена большая, чем в июне водоудерживающая способность хвои. В 1976 г. потеря воды хвоей от ее первоначального содержания у *Abies nordmanniana* в июне после 12-часовой экспозиции составляла 51,8%, июле — 26,3, августе — 28,9%, у *Picea excelsa* соответственно 19,9, 14,8 и 15,6%; в 1977 г. — у *A.nordmanniana* была равна в июне — 32,6, июле — 26,8, августе — 27,6% от ее первоначального содержания, у *P.excelsa* соответственно 17,6, 12,2 и 14,7 %.

Н.Г.Сметана и А.Н.Маланьин (1974) установили, что однолетняя хвоя у *Pinus sylvestris*, произрастающих на песчаных почвах Наураумского бора, в начале вегетации обладает наименьшей способностью удерживать влагу. Однако в засушливый период вегетации водоудерживающая способность хвои возрастает. Исследователи делают вывод, что почвенно-гидрологические условия произрастания оказывают значительное влияние на водоотдачу тканей хвойных растений.

Таким образом, можно отметить, что хвойные породы характеризуются различной водоудерживающей способностью хвои. Повышен-

ной отличаются *Pinus sibirica*, *Picea schrenkiana*, *P. excelsa*, *P. pungens*, *Juniperus seravschanica*, пониженной — *Larix dahurica*, *L. decidua*, *L. sibirica*, *Abies sibirica*, *A. nordmanniana*, *Juniperus virginiana*, промежуточное положение занимают *Abies alba*, *Picea obovata*, *Pinus pallasiana*, *P. montana*, *P. sylvestris*, *Juniperus semiglobosa*, *J. communis*, *J. turkestanica*.

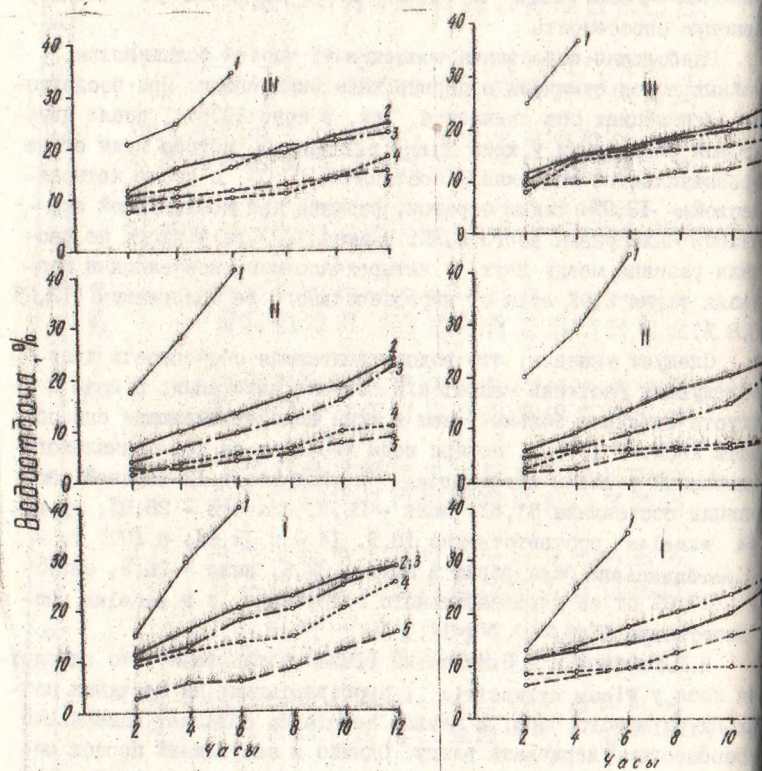


Рис. 6. Потеря воды хвоей в июне (I), июле (II) и августе (III) в 1976 г. (а) и 1977 г. (б):
 I - *Larix decidua*; 2 - *Abies alba*;
 3 - *Pinus pallasiana*; 4 - *Picea schrenkiana*;
 5 - *Pinus sibirica*

Установлено, что растения с повышенной водоудерживающей способностью хвои лучше приспосабливаются к экстремальным условиям, чем с пониженной. Однако последние могут успешно произрастать в аридной зоне при достаточном поливе.

Водоудерживающая способность хвои исследуемых растений меняется в течение вегетационного периода. Наименьшая водоотдача хвоей отмечена в июле и августе, т.е. в наиболее засушливый период, который характеризуется напряженностью метеорологических факторов.

Пороговый уровень обезвоживания хвои

Способность растений противостоять засушливым условиям произрастания в немалой степени основывается на устойчивости протоплазмы к обезвоживанию (Генкель, 1946). По мнению некоторых исследователей, по стойкости листьев к обезвоживанию можно судить об устойчивости и приспособленности растений к засухе (Fisek and Larcher, 1954; Еремеев, 1960).

Результаты наших исследований показывают, что хвойные породы характеризуются различной устойчивостью к обезвоживанию (табл.6). Так, в июле 1977 г. у *Larix decidua* при 35°С и относительной влажности воздуха 30% отмечается 50%-е повреждение хвои при 4-часовой экспозиции в термостате, у *Abies nordmanniana* - при 12-часовой, у *Picea obovata* - при 16-часовой, у *Pinus sylvestris* - при 32-часовой.

Исследуемые хвойные растения по устойчивости хвои к обезвоживанию в летний период можно разделить на четыре группы: слабоустойчивые, среднеустойчивые, устойчивые и высокоустойчивые (см. табл.6). К первой группе относятся *Larix dahurica*, *L. decidua*, *L. sibirica*, хвоя которых в термостате при 35°С и относительной влажности воздуха 30% едва выдерживает 2-6-часовую экспозицию. Во вторую входят *Abies alba*, *A. nordmanniana*, *A. sibirica*, *Pinus excelsa*, *Juniperus sibirica*, *J. semiglobosa*, исследуемые части которых выдерживают 10 - 14-часовую экспозицию. К третьей группе относятся *Picea obovata*, *Pinus montana*, *P. pallasiana*, *Juniperus turkestanica*, *J. communis*, *J. virginiana*, их исследуемые части выдерживают 16 - 22-часовую экспозицию. Группу высокоустойчивых к обезвоживанию растений составляют *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*,

Таблица 6

Устойчивость хвой растений к обезвоживанию
в весенне-летний период 1977 года

Растение	Продолжительность усыхания (час), вызывающая 50%-е повреждение хвои			
	22.V	22.VI	22.VII	22.VIII
<i>Larix sibirica</i>	4	4	4	2
<i>Larix dahurica</i>	4	4	4	2
<i>Larix decidua</i>	4	6	6	4
<i>Abies sibirica</i>	4	8	10	10
<i>Abies nordmanniana</i>	6	12	12	12
<i>Abies alba</i>	4	12	14	14
<i>Picea excelsa</i>	4	12	14	14
<i>Juniperus semiglobosa</i>	6	14	20	14
<i>Juniperus seravschanica</i>	12	12	12	14
<i>Pinus pallasiana</i>	2	10	14	16
<i>Juniperus communis</i>	6	12	16	16
<i>Picea obovata</i>	8	10	16	16
<i>Juniperus virginiana</i>	4	10	18	18
<i>Pinus montana</i>	6	14	18	20
<i>Juniperus turkestanica</i>	12	12	24	22
<i>Pinus sylvestris</i>	8	14	32	34
<i>Picea pungens</i>	10	22	30	36
<i>Pinus sibirica</i>	8	22	32	44
<i>Picea schrenkiana</i>	8	24	46	46

P. pungens, *P. schrenkiana*, хвоя которых без особого повреждения выдерживает 34 - 46-часовую экспозицию.

Результаты исследований также показали, что реакция испытуемых растений на обезвоживание в течение вегетации неодинакова (см. табл. 6). Наименее устойчивы к высушиванию исследуемые части растений в начале вегетации, наиболее - к концу вегетации. Так, хвоя *Pinus sylvestris* в весенне-летний период 1977 г. выдерживала в мае 8-часовую экспозицию, июне - 14-часовую, июле - 32-часовую, в августе - 34-часовую.

При сравнении данных по устойчивости хвойных пород к обезвоживанию в родовом аспекте выявлено, что наиболее устойчивы представители родов *Picea* и *Pinus*, менее устойчивы - *Larix* и *Abies*.

Способность хвойных пород переносить обезвоживание в течение года неодинакова. У всех исследуемых растений в зимний период водоудерживающая способность заметно повысилась (табл. 7), особенно у *Picea pungens*, *P. obovata*, *Pinus pallasiana*, *P. montana*, *Juniperus sibirica*, *J. semiglobosa*. Так, хвоя *Picea obovata* в термостате при 35°C и относительной влажности воздуха 30% в июле 1977 г. выдержала 16-часовую, январе - 32-часовую экспозицию, хвоя *Picea schrenkiana* соответственно 46- и 52-часовую. Одинаково чувствительной к обезвоживанию в летний и зимний периоды оказалась лишь хвоя *Juniperus turkestanica*, которая в июне и январе выдерживала 24-часовую экспозицию.

В зимний период, как и в летний, хвойные породы проявляют различную устойчивость к обезвоживанию. Повышают устойчивость к обезвоживанию *Picea pungens*, *P. schrenkiana*, *P. obovata*, *Pinus montana*, *P. pallasiana*, снижают - *Juniperus communis*, *J. sibirica*, *J. turkestanica*, *Pinus sibirica* и др. Так, у *Picea schrenkiana* устойчивость к обезвоживанию увеличивается к концу зимы, ее хвоя выдерживает в декабре 40-часовую, январе - 52-часовую, феврале - 56-часовую экспозицию. *Pinus sibirica* снижает устойчивость к обезвоживанию к концу зимы, ее хвоя выдерживает в декабре 40-часовую, январе - 38-часовую, феврале - 30-часовую экспозицию.

Некоторые исследователи также отметили, что устойчивость хвойных растений к обезвоживанию повышается в течение осени, зимой достигает максимума, весной - снижается (Pisek and Larcher,

Таблица 7

Устойчивость хвойных растений к обезвоживанию
в зимний период 1977-1978 гг.

Растение	Продолжительность усыхания (час), вызывающая 50% повреждение хвои		
	! 22.XII	! 22.I	! 22.II
<i>Abies sibirica</i>	12	12	10
<i>Abies nordmanniana</i>	20	14	16
<i>Abies alba</i>	14	14	16
<i>Picea excelsa</i>	18	16	16
<i>Juniperus virginiana</i>	16	18	18
<i>Juniperus communis</i>	18	22	18
<i>Juniperus semiglobosa</i>	20	22	20
<i>Juniperus seravschanica</i>	22	22	20
<i>Juniperus turkestanica</i>	24	24	24
<i>Pinus montana</i>	22	22	30
<i>Pinus sibirica</i>	40	38	30
<i>Pinus sylvestris</i>	34	40	36
<i>Picea obovata</i>	16	32	40
<i>Pinus pallasiana</i>	22	36	44
<i>Picea schrenkiana</i>	40	52	56
<i>Picea pungens</i>	26 более	52	68

1954). Причем ель выдерживает более длительное обезвоживание, чем сосна.

При изучении почасовой устойчивости растений к обезвоживанию в летний и зимний периоды, мы определяли и критический уровень воды в момент повреждения хвои (табл.8, 9). Величина критической влажности в исследуемых частях растений неодинакова. В летний период плохо выносят обезвоживание *Larix dahurica*, *Picea obovata*, *P. excelsa*, *P. pungens*, *Pinus sibirica*. Например, в 1977 г. в хвое *Larix dahurica* величина критической влажности составляла 52% от сырого веса, в 1976 г. - 41,5 %.

Хорошо переносят обезвоживание *Larix sibirica*, *Juniperus turkestanica*, *J. virginiana*, *J. communis*. В хвое *Larix*

Экспериментальное значение воды в хвое растений в
летний период 1977 года в момент оплодотворения.
% от сухого веса

Растение	Продол- жительность усыха- ния (часы)	22,3		22,31		22,31		22,31	
		К-во воды в начале опыта	К-во воды, при кото- ром наблю- дается 50%- е повреж- дение хвои	К-во воды в начале опыта	К-во воды, при котором наблюдается 50%-е пов- реждение хвои	К-во воды в начале опыта	К-во воды, при кото- ром наблю- дается 50%- е пов- реждение хвои	К-во воды в на- чале опыта	К-во воды, при котором наблюдается 50%-е пов- реждение хвои
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Larix sibirica</i>	4	75,7	50,0	73,3	30,8	63,3	22,7	68,3	29,7
<i>Larix dahurica</i>	4	80,6	54,8	75,0	55,0	82,0	54,6	87,8	52,0
<i>Larix decidua</i>	4 6	73,3	46,8	65,8	35,0	57,5	21,3	87,5	51,0
<i>Abies sibirica</i>	4 8 10	79,6	40,7	62,5	30,3	64,2	53,7	69,8	50,7
<i>Abies alba</i>	4 12 14	80,0	40,7	63,3	34,3	60,8	47,1	70,0	39,8
<i>Abies nordmanniana</i>	6 12	83,4	55,4	71,7	34,3	68,3	44,5	67,5	45,8
<i>Juniperus turkestanica</i>	12 22 24	65,0	33,3	60,3	31,3	63,1	23,4	60,3	20,0

Продолжение таблицы 8

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Juniperus seravschanica</i>	12 14	71,7	49,3	66,9	43,0	60,5	38,6	57,3	32,5
<i>Juniperus virginiana</i>	4 10 18	65,5	42,3	59,4	25,8	68,4	23,2	66,6	26,5
<i>Juniperus communis</i>	6 12 16	71,0	48,0	59,2	33,3	55,3	20,4	60,9	29,2
<i>Juniperus semiglobosa</i>	6 14 20	72,5	39,1	66,4	46,4	57,9	31,4	57,7	33,4
<i>Picea excelsa</i>	4 12 14	82,7	59,0	65,1	49,5	55,9	43,8	79,4	52,6
<i>Picea obovata</i>	8 10 16	78,7	41,5	71,7	51,6	58,3	44,9	67,5	46,3
<i>Picea schrenkiana</i>	8 24 46	80,6	58,0	61,1	31,3	60,0	48,9	62,1	35,0
<i>Picea pungens</i>	10 22 30 36	80,0	47,0	67,0	59,7	64,4	56,5	60,0	48,3

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Pinus montana</i>	6 14 18 20	76,7	55,3	62,6	42,4	62,6	34,4	63,9	37,7
<i>Pinus pallasiana</i>	2 10 14 16	79,5	63,7	67,2	45,4	65,1	38,1	64,9	36,9
<i>Pinus sylvestris</i>	8 14 32 34	77,2	59,9	66,0	54,0	64,5	40,1	60,3	35,2
<i>Pinus sibirica</i>	8 22 32 44	74,5	40,4	62,3	43,5	63,2	37,3	53,3	42,1

Таблица 9

Критическое количество воды в хвое растений в
зимний период 1977-1978 гг. в момент поврежде-
ния, % от сырого веса

Растение	Продолжи- тельность усыхания (часы)	22.XII.1977 г.		21.I.1978 г.		22.II.1978 г.	
		К-во во- ды в на- чале опыта	К-во воды, при кото- ром наблю- дается 50%- е повреж- дение хвои	К-во во- ды в на- чале опыта	К-во воды, при кото- ром наблю- дается 50%- е повреж- дение хвои	К-во во- ды в на- чале опыта	К-во воды, при котором наблюдается 50%-е пов- реждение хвои
I	2	3	4	5	6	7	8
<i>Abies sibirica</i>	I0 I2	64,3	46,3	66,2	35,4	63,3	41,3
<i>Abies nordmanniana</i>	I4 I6 20	64,7	27,8	66,3	31,1	64,3	32,1
<i>Abies alba</i>	I4 I6	61,0	23,6	63,2	32,2	59,4	31,9
<i>Juniperus turkestanica</i>	24	59,9	32,1	54,7	36,2	53,5	32,5
<i>Juniperus seravschanica</i>	20 22	56,2	31,8	54,4	33,1	54,8	37,5
<i>Juniperus virginiana</i>	I6 I8	60,5	32,0	57,1	22,6	57,1	25,3
<i>Juniperus communis</i>	I8	51,2	22,0			51,5	28,1

	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Juniperus semiglobosa</i>	20 22	54,3	35,9		54,8	33,6	52,4	37,4
<i>Picea excelsa</i>	16 18	63,0	40,0		54,0	22,0	68,3	34,2
<i>Picea obovata</i>	16 32 40	69,1	47,3		65,7	35,3	67,5	34,7
<i>Picea schrenkiana</i>	40 52 56	60,6	51,9		54,1	34,4	56,4	47,3
<i>Picea pungens</i>	26 52 68	63,2	30,7		60,0	46,7	61,5	38,5
<i>Pinus montana</i>	22 30	58,5	31,8		56,5	37,1	64,4	33,2
<i>Pinus pallasiana</i>	22 36 44	58,3	38,6		59,8	36,9	58,9	38,1
<i>Pinus sylvestris</i>	34 36 40	60,2	34,7		59,0	37,6	60,9	33,5
<i>Pinus sibirica</i>	30 38 40	60,7	44,9		60,9	43,9	62,0	40,0

sibirica в 1977 г. величина критической влажности составляла 22,7 %, а в 1976 г. - 29,4 % от сырого веса.

В весенний период общее содержание воды в исследуемых частях у большинства растений повышенное. Критический уровень влажности в этот период у большинства растений довольно высок. В мае 1977 г. *Pinus pallasiana* погибает при содержании воды в хвое 63,7 % от сырого веса, *Picea schrenkiana* - 58,0 %.

В зимний период критический уровень воды в хвое в большинстве случаев ниже, чем в летний (табл.9). Особенно это заметно у *Abies nordmanniana*, *A. alba*, *Juniperus communis*, *Picea excelsa*, *P. obovata*, *P. pungens*, *Pinus sylvestris*. В июле 1977 г. в хвое *A. nordmanniana* величина критической влажности равнялась 44,5 % от сырого веса, а в январе 1978 г. - 31,1 %.

Следует отметить, что повышенное содержание воды в исследуемых частях растений не коррелирует с повышенной устойчивостью к обезвоживанию (см. табл.3 и 6). Включенные нами в группы слабоустойчивых к обезвоживанию *Larix dahurica*, отнесенные к среднеустойчивым - *Picea excelsa*, устойчивым - *Pinus montana*, высокоустойчивым - *Picea pungens* и *Pinus sylvestris* повреждаются при высоком содержании воды в хвое. Слабоустойчивая к обезвоживанию *Larix sibirica*, среднеустойчивая *Juniperus semiglobosa*, устойчивые - *Juniperus communis* и *J. turkestanica* повреждаются при сравнительно низком содержании воды.

Таким образом, хвойные породы по устойчивости к обезвоживанию делятся на четыре группы: слабоустойчивые, среднеустойчивые, устойчивые и высокоустойчивые. К слабоустойчивым относятся *Larix dahurica*, *L. decidua*, *L. sibirica*, высокоустойчивым - *Picea pungens*, *P. schrenkiana*, *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*.

Устойчивость к обезвоживанию хвойных пород в течение года меняется, достигая максимальных величин в конце вегетации и, особенно, в зимнее время.

Величина критической влажности хвои в исследуемых породах неодинакова. Повышенное содержание воды в хвое не коррелирует с повышенной устойчивостью растений к обезвоживанию.

Интенсивность транспирации в летний период

Устойчивость и приспособленность растений к засушливым условиям среды в значительной степени зависят от транспирации, к

рая предохраняет листья от чрезмерного перегрева и создает им самым оптимальный термический режим для фотосинтетической деятельности листового аппарата. Кроме того, процесс транспирации способствует передвижению ряда веществ, синтезируемых в хвойной системе, к листьям и точкам роста растений.

По сообщению Л.А.Иванова (1956), проводившего исследования в условиях Деркульской степи, интенсивность транспирации хвойных растений в первую очередь зависит от содержания влаги в почве. При повышении ее интенсивность транспирации растений увеличивается. На зависимость интенсивности транспирации от влажности почвы указывают и другие исследователи (Гулидова, 1962; Воронков, 1963; Ахромейко, 1965; Томан, 1965; Чубарян, Воронкова, 1965; Бондаренко, 1970; Акылбаев, 1977) .

По данным Гулидовой И.В. (1958), у хвойных растений интенсивность транспирации хвои с возрастом уменьшается. Причем отмечены разные величины транспирации в различных частях кроны. Наиболее высокой транспирацией отличается хвоя верхней части кроны.

Наши данные показали, что расход воды на транспирацию у различных видов хвойных пород в летний период неодинаков (табл. IО). Наиболее транспирирующими являются *Pinus pallasiana*, *P. montana*, *P. sibirica*, *Juniperus communis*, *J. turkestanica*, *J. sibirica*; *J. virginiana*. Среднесезонная интенсивность транспирации в 1980 г. составила у *P. pallasiana* 73, у *J. virginiana* 185 мг/г сырого веса в час.

Среднетранспирирующими растениями являются *Picea pungens*, *Abies sibirica*, *Juniperus semiglobosa*. Интенсивность транспирации у *P. pungens* в среднем за сезон составила 467, у *J. semiglobosa* 333 мг/г сырого веса в час.

Повышенной транспирацией обладает хвоя *Abies sibirica*, *A. alba*, *A. nordmanniana*, *Larix dahurica*, *L. decidua*, *L. sibirica*, *Picea obovata*, *P. excelsa*. Среднесуточный расход воды хвоей *A. sibirica* составил 1230, у *A. decidua* 1047 мг/г сырого веса в час.

В родовом аспекте у видов родов *Larix*, *Abies* и *Picea* в сравнении с видами *Pinus* и *Juniperus* наблюдается наибольший расход воды на транспирацию.

В суточной динамике наибольший расход влаги на транспирацию

приходится на 13 ч., когда температура воздуха достигает максимальных величин, а относительная влажность воздуха снижается. Летом 1980 г. интенсивность транспирации у слаботранспирирующей *Pinus pallasiana* в июле в 8 ч. равнялась 171, в 13 ч. - 224 в 18 ч. - 122 мг/г сырого веса в час (см. табл. IО, рис. 7). Интенсивность транспирации среднетранспирирующей *Picea pungens* и сильнотранспирирующей *Larix decidua* соответственно 226 и 887 мг/г, 691 и 1301 мг/г, 347 и 802 мг/г. Усиленная транспирация растений в жаркие часы дня, по мнению некоторых исследователей, действует охлаждающе на ассимилирующие органы, что предохраняет их от перегрева в засушливых условиях.

В дни определения транспирации устанавливали количество влаги в хвое (табл. II). Следует отметить, что между интенсивностью транспирации растений и оводненностью их не обнаруживается строгой корреляции. Так, слаботранспирирующая *Pinus pallasiana*, среднетранспирирующая *Picea schrenkiana* и сильнотранспирирующая *Abies sibirica* в среднем за сезон содержат в хвое примерно одинаковое количество влаги, а именно: 64,8, 64,4 и 64,8 % от сырого веса.

Оводненность тканей хвойных пород меняется в течение дня (см. табл. II). В большинстве случаев содержание воды в хвое в полуденные часы ниже, чем в утренние и вечерние. Так, в июле 1980 г. в хвое *Larix sibirica* количество влаги в 8 ч. составило 66,0%, в 13 ч. - 62,2%, в 18 ч. - 64,3% от сырого веса.

На основании вышеизложенного можно сделать вывод, что для хвойных пород в летний период характерна различная интенсивность транспирации. Повышенной транспирацией обладают *Abies sibirica*, *A. alba*, *A. nordmanniana*, *Larix sibirica*, *L. decidua*, *L. dahurica*, *Picea obovata*, *P. excelsa*, пониженной - *Pinus pallasiana*, *P. sylvestris*, *P. sibirica*, *Juniperus turkestanica*, *J. communis*, *J. seravschanica*, *J. virginiana*.

Интенсивность транспирации хвойных пород в течение дня меняется. Большинство растений расходует наибольшее количество воды в полуденные часы, когда температура воздуха достигает максимальных величин. Это следует рассматривать как средство, оказывающее охлаждающее действие на хвою и побеги древесных пород. Несмотря на значительные потери воды на транспирацию, влажность хвой находится на высоком уровне.

Величина транспирации при разном уровне влажности воздуха
в 1960 г., литр воды на м² в час

Растение	6.VI				6.VI				5.VI				Среднее за сезон
	8 ч.	13 ч.	18 ч.	Сред- нее за день	8 ч.	13 ч.	18 ч.	Сред- нее за день	8 ч.	13 ч.	18 ч.	Сред- нее за день	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Pinus pallasiana</i>	125	223	160	169	171	224	122	172	245	132	149	175	172
<i>Juniperus virginiana</i>	119	195	113	143	117	466	271	285	141	177	61	126	185
<i>Juniperus turkestanica</i>	155	331	154	213	163	227	204	198	188	159	135	161	191
<i>Juniperus communis</i>	238	230	161	209	216	330	203	250	221	158	127	168	209
<i>Pinus montana</i>	164	237	252	218	186	243	171	201	126	458	227	270	230
<i>Pinus sylvestris</i>	96	345	122	188	202	198	132	177	166	865	203	411	259
<i>Juniperus seravschanica</i>	178	241	250	223	149	579	467	399	172	242	136	185	269
<i>Pinus sibirica</i>	166	256	118	180	307	155	165	209	269	754	318	447	279
<i>Juniperus semiglobosa</i>	238	425	349	337	208	562	541	437	247	267	162	225	333
<i>Picea pungens</i>	308	740	360	469	226	691	347	421	298	790	447	512	467

Продолжение таблицы 10

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Picea schrenkiana</i>	721	939	895	852	409	737	583	577	354	1355	682	797	742
<i>Picea excelsa</i>	439	1003	780	741	341	995	793	709	706	1319	892	973	808
<i>Larix sibirica</i>	479	461	542	494	492	1113	861	822	839	1999	664	1201	840
<i>Abies nordmanniana</i>	364	537	445	449	1057	1969	1646	1557	531	836	458	608	871
<i>Abies alba</i>	549	751	843	714	1236	1621	1176	1344	904	881	549	778	945
<i>Larix decidua</i>	767	974	1292	1011	887	1301	802	997	984	1489	923	1132	1047
<i>Picea obovata</i>	643	861	923	809	1309	1839	1802	1650	609	907	589	701	1053
<i>Abies sibirica</i>	469	878	920	756	1651	2390	1739	1927	1143	1463	419	1008	1230
<i>Larix dahurica</i>	917	1095	1043	1019	800	1557	1570	1309	1030	1068	1080	1393	1240

Метеорологические показатели

Температура воздуха, °C	18,8	23,7	23,0	21,8	23,0	32,0	29,0	28,0	19,3	28,0	26,0	24,4	24,7
Относительная влажность воздуха, %	40	33	35	36	37	25	28	30	40	27	32	33	33

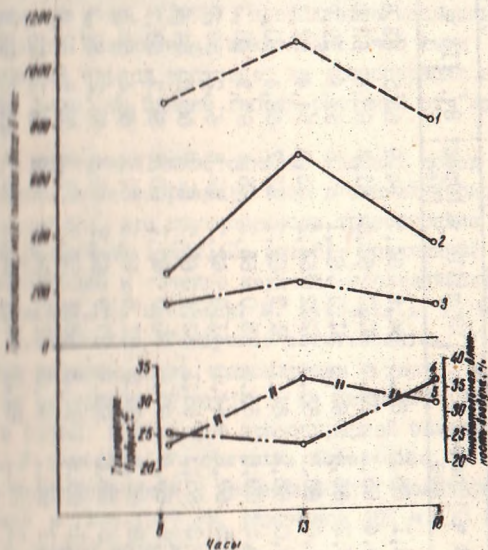


Рис. 7. Интенсивность транспирации растений в летний период 1980 г. в зависимости от метеорологических факторов:

1 - *Larix decidua* ; 2 - *Picea pungens*;
3 - *Pinus pallasiana* ; 4 - относительная влажность воздуха; 5 - температура воздуха

Таблица II

Количество воды в хвое растений в 1980 г., % от сухого веса

Растение	5. VI.			4. VII.			5. VIII.			Среднее за сезон			
	8 ч.	13 ч.	18 ч.	Среднее	8 ч.	13 ч.	18 ч.	Среднее	8 ч.		13 ч.	18 ч.	Среднее
<i>Pinus pallasi</i> ana	65,7	64,8	66,1	65,5	65,3	64,6	64,7	64,9	65,5	63,6	63,3	64,1	64,8
<i>Juniperus virginiana</i>	65,1	64,7	65,4	65,1	62,7	60,3	61,0	61,3	65,6	63,0	64,0	64,2	63,5
<i>Juniperus turkestanica</i>	66,8	65,3	67,2	66,4	62,1	61,5	61,1	61,6	59,8	59,7	59,7	59,7	62,6
<i>Juniperus communis</i>	67,4	65,9	65,6	66,3	55,0	52,2	54,2	53,8	54,4	52,1	52,7	53,1	57,7
<i>Pinus montana</i>	68,7	67,0	69,0	68,2	64,1	61,3	62,7	62,7	62,4	60,1	60,8	61,1	64,0
<i>Pinus sylvestris</i>	69,1	68,3	69,5	69,0	65,4	65,0	65,3	65,2	67,9	60,3	60,4	61,2	65,1
<i>Juniperus seravschanica</i>	68,2	66,2	68,5	67,6	64,1	61,0	62,7	62,6	61,2	59,7	61,5	60,8	63,7
<i>Pinus sibirica</i>	65,6	63,9	66,3	65,3	63,1	62,4	62,7	62,7	56,5	54,6	54,1	55,1	61,0
<i>Juniperus semiglobosa</i>	66,4	65,3	65,6	65,8	60,5	60,0	60,1	60,2	56,7	53,2	52,7	54,2	60,1
<i>Picea pungens</i>	66,5	65,1	64,8	65,5	64,5	61,8	60,3	62,2	60,4	59,8	59,6	59,9	62,5
<i>Picea schrenkiana</i>	70,5	68,9	67,0	68,8	60,7	57,9	62,9	60,5	65,2	62,3	63,9	63,8	64,4
<i>Picea excelsa</i>	70,0	68,6	68,1	68,9	61,3	58,1	58,5	59,3	64,8	62,3	64,1	63,7	64,0
<i>Larix sibirica</i>	67,3	65,5	67,3	66,7	66,0	62,2	64,3	64,2	65,1	63,1	62,6	63,6	64,8
<i>Abies nordmanniana</i>	75,4	73,7	73,3	74,1	68,0	64,4	65,3	65,9	66,2	63,3	62,5	64,0	68,0
<i>Abies alba</i>	71,5	68,1	68,4	69,3	63,7	60,8	60,6	61,7	64,2	62,0	62,2	62,8	64,6
<i>Larix decidua</i>	61,4	59,7	61,2	60,8	61,7	60,0	60,6	60,8	60,2	59,5	60,3	60,0	60,5
<i>Picea obovata</i>	69,2	65,4	66,6	67,1	59,8	59,0	60,7	59,8	64,7	63,1	62,0	63,3	63,4

Интенсивность транспирации в зимний период

Хвойные породы в процессе транспирации в зимний период теряют значительное количество влаги. Потери не прекращаются даже при наступлении очень сильных морозов (Гордягин, 1925). В результате повышенной транспирации в холодное время года возникает опасность повреждения и гибели растений от "зимнего иссушения" (Кулагин, 1961; Расторгуев, 1971).

Н.Д.Бабанская и др. (1978), проводившие исследования в условиях Северного Казахстана, показывают, что хвоя *Pinus sylvestris* в зимний период расходует на транспирацию значительное количество воды, но однако гибели растений от "иссушения" не происходит.

В связи с изучением зимостойкости хвойных пород нами были проведены исследования по расходу воды в зимний период на транспирацию. Установлено, что интенсивность транспирации у испытуемых растений различная (табл.12, рис.8). Пониженный расход влаги на транспирацию в течение двух лет исследования отмечен у *Pinus pallasiana*, *P. sibirica*, *P. sylvestris*, *P. montana*, *Larix decidua*, *L. sibirica*, *Juniperus seravschanica*, *J. semiglobosa*. Среднесезонная интенсивность транспирации у хвоя *P. pallasiana* в 1976-1977 г. составила 57 мг/10 г, *L. decidua* - 91 мг/10 г сырого веса в сутки. Повышенной транспирацией обладают *Picea schrenkiana*, *P. excelsa*, *P. obovata*, *Abies alba*, *A. sibirica*, *A. nordmanniana*. Среднесезонная интенсивность транспирации у хвоя *A. nordmanniana* в 1976-1977 гг. равнялась 402 мг/10 г, *P. obovata* - 415 мг/10 г сырого веса в сутки.

Промежуточное положение по расходу воды на транспирацию занимают *Larix dahurica*, *Juniperus virginiana*, *J. communis*, *J. turkestanica*, *Picea pungens*.

При сравнении исследуемых растений в родовом аспекте видно, что виды родов *Abies* и *Picea* являются в большинстве случаев более высокотранспирирующими, чем представители родов *Pinus* и *Larix*.

Зимнюю транспирацию определяли на хвое и побегах. Из данных табл.12 видно, что для неохвойных побегов отдельных растений характерен больший расход воды, чем для хвоя. Так, интенсивность транспирации хвоя *Pinus pallasiana* в среднем за сезон в

Таблица 12

• Интенсивность транспирации хвои и побегов в зимнее время, мг/10г в сутки

Растение	Часть расте- ния	1976г.	1977 г.		
		22-26.III	10-14.I	26-30.I	7-II.II
<i>Pinus pallasiana</i>	хвоя	38	62	46	83
<i>Pinus sylvestris</i>	"	23	85	98	91
<i>Pinus sibirica</i>	"	59	104	63	102
<i>Larix decidua</i>	побег	90	71	49	153
<i>Pinus montana</i>	хвоя	53	107	76	157
<i>Larix sibirica</i>	побег	89	77	89	142
<i>Juniperus seravschanica</i>	"	155	144	139	136
<i>Juniperus semiglobosa</i>	"	70	229	135	178
<i>Larix dahurica</i>	"	265	86	133	170
<i>Juniperus virginiana</i>	"	92	256	183	160
<i>Picea pungens</i>	хвоя	56	204	185	267
<i>Juniperus communis</i>	побег	190	232	119	242
<i>Juniperus turkestanica</i>	"	129	352	157	310
<i>Picea schrenkiana</i>	хвоя	89	227	270	452
<i>Abies alba</i>	"	262	257	217	458
<i>Picea excelsa</i>	"	69	276	254	609
<i>Abies nordmanniana</i>	"	386	376	257	588
<i>Abies sibirica</i>	"	469	261	260	660
<i>Picea obovata</i>	"	299	393	302	666

Метеорологические показатели

Температура воз-
духа, °С :

средняя	-17,9	-5,7	-14,1	0,6
максимальная	- 9,9	-3,1	- 7,7	3,3
минимальная	-23,2	-10,0	-14,1	-3,4

Относительная влаж-
ность воздуха, %

71	69	76	67
----	----	----	----

1976-1977 гг. равнялась 57 мг/10 г в сутки, а побегов *Larix dahurica* - 164 мг/10 г. Зимой 1977-1978 гг. у хвои *P. pallasiana* также наблюдался больший расход воды (73 мг/10 г), чем у побегов *L.dahurica* (141 мг/10 г). Повышенную интенсивность транспирации у неохвоенных побегов хвойных пород отмечают и другие исследователи. По данным К.А.Ахматова (1960), в поясе еловых лесов Терской Ала-Тоо расход влаги у побегов *Larix sibirica* оказывается значительно больше, чем у побегов *Picea schrenkiana*, несмотря на то, что последние были охвоенные. Это связано с тем, что испарение воды хвоей затруднено, что защищает растения от чрезмерной потери влаги при транспирации (Хлебникова, Гирс, Коловский, 1963; Новицкая, 1971).

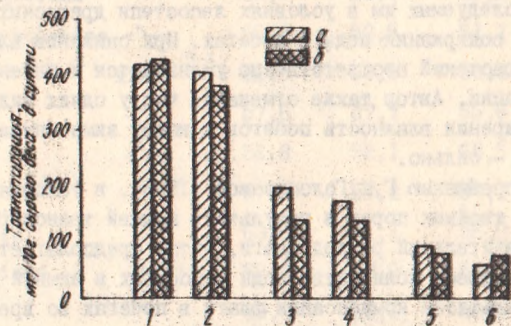


Рис.8. Среднесезонная интенсивность транспирации растений в зимний период 1976-1977 гг. (а) и 1977-1978 гг. (б) : 1 - *Picea obovata*; 2 - *Abies nordmanniana*; 3 - *Juniperus communis* ; 4 - *Juniperus virginiana* ; 5 - *Larix decidua* ; 6 - *Pinus pallasiana*

Интенсивность транспирации хвойных пород в зимний период находится в зависимости от действия факторов внешней среды и биологических особенностей самого растений (Иванов, 1925, 1941; Рязанцев и Кычанова, 1946; Расторгуева, 1971; и др.).

В результате наших исследований также установлено, что интенсивность транспирации в зимний период определяется напряженностью метеофакторов (см. табл. 12, рис. 9). Сопоставление данных сезонного хода интенсивности транспирации и метеорологических факторов показывает, что у большинства испытуемых растений повышение температуры воздуха вызывает усиление расхода воды на транспирацию, а повышение относительной влажности воздуха — понижение. Так, сильно транспирирующая *Picea obovata* и слабо транспирирующая *Pinus pallasiana* 26–30 января 1976–1977 гг. резко снизили отдачу воды хвоей при понижении температуры воздуха (средняя) до $-14,1^{\circ}\text{C}$ и повышении относительной влажности воздуха до 76%. Интенсивность транспирации у *P. obovata* в этот период составляла 302 мг/10 г, у *P. pallasiana* — 46 мг/10 г сырого веса в сутки.

П. Б. Раскатов (1939) считает, что интенсивность транспирации у исследуемых им в условиях лесостепи древесных пород зависит от содержания воды в побегах. При снижении влажности побегов у растений соответственно уменьшается и интенсивность транспирации. Автор также отмечает, что у одних видов в результате испарения влажность побегов к концу зимы снижается слабо, у других — сильно.

По сообщению Г. М. Голомазовой (1965), в условиях Средней Сибири у хвойных пород в результате зимней транспирации происходит значительный расход влаги. Автор предполагает, что почти не изменяющееся количество воды в побегах в зимний период является результатом компенсации влаги в побегах во время оттепелей за счет ствола и крупных ветвей.

В дни определения зимней транспирации мы у испытуемых растений выявляли степень оводненности хвои и побегов (табл. 13). Следует отметить, что у некоторых видов прослеживается корреляция между интенсивностью транспирации и содержанием влаги в тканях. Так, высокооводненные *Picea obovata*, *P. excelsa*, *P. schrenkiana*, *Abies nordmanniana* обладают повышенной транспирацией. В побегах *Larix sibirica* и *L. decidua* содержание воды невысокое и соответственно у них незначительный расход на транспирацию. У некоторых растений не удалось установить зависимость между содержанием влаги в тканях и ее расходом на транспирацию. Например, повышенное содержание воды в хвое *Pinus sibirica* не вызывает усиленной транспирации.

Таблица 13

Количество воды в хвое и побегах в зимнее
время, % от сырого веса

Растение	Часть растения	1976 г.	1977 г.				Среднее за сезон
		22.XII.	10.I	26.I	7.II		
Larix sibirica	Побег	46,0	45,7	43,4	44,4	44,8	
Larix decidua	"	46,6	46,9	44,1	44,1	45,4	
Juniperus communis	"	49,9	47,3	46,0	43,6	46,7	
Juniperus virginiana	"	52,3	49,8	47,2	42,8	47,9	
Larix dahurica	"	49,3	50,8	48,6	48,4	49,2	
Juniperus turkestanica	"	51,5	50,9	49,4	47,0	49,7	
Juniperus semiglobosa	"	52,7	50,4	50,2	52,3	51,4	
Juniperus seravschanica	"	55,1	52,5	51,1	50,1	52,2	
Abies alba	ХВОЯ	56,8	56,9	56,3	52,6	55,6	
Pinus montana	"	57,6	57,7	55,6	56,6	56,8	
Abies sibirica	"	56,8	58,1	58,5	55,2	57,1	
Pinus sibirica	"	57,7	57,1	57,1	57,7	57,4	
Pinus sylvestris	"	63,0	61,1	56,0	58,0	59,5	
Abies nordmanniana	"	62,7	58,9	59,7	58,1	59,8	
Picea pungens	"	69,3	56,1	56,0	60,4	60,4	
Pinus pallasiana	"	63,3	62,7	58,7	57,8	60,6	
Picea obovata	"	56,0	64,5	62,4	63,8	61,6	
Picea excelsa	"	79,6	56,4	56,2	56,3	62,1	
Picea schrenkiana	"	79,2	55,7	57,4	57,7	62,5	

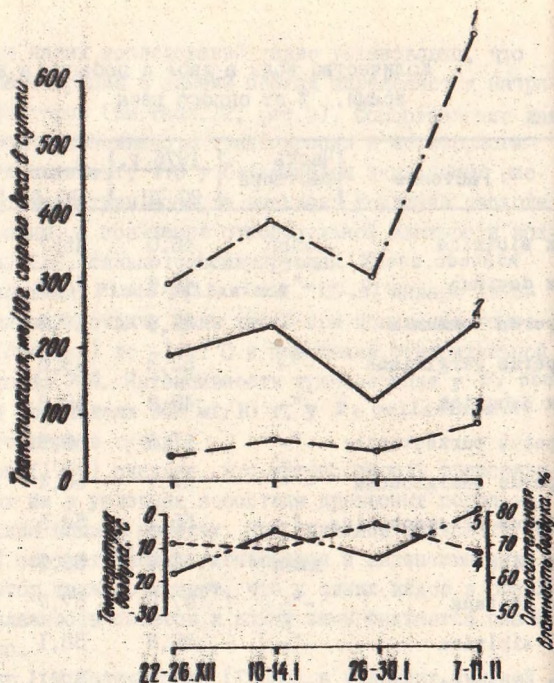


Рис.9. Интенсивность транспирации растений в зимний период 1976-1977 гг. в зависимости от метеорологических факторов:

1 - *Picea obovata* ; 2 - *Juniperus communis*;
 3 - *Pinus pallasiana*; 4 - относительная влажность воздуха; 5 - температура воздуха

Итак, хвойные породы характеризуются различной интенсивностью транспирации. Повышенная транспирация характерна для *Abies nordmanniana*, *A.alba*, *A.sibirica*, *Picea obovata*, *P.schrenkiana*, *P. excelsa*, пониженная - *Pinus sibirica*, *P. pallasiana*, *P. sylvestris*, *P. montana*, *Juniperus seravschanica*, *J. semiglobosa*, *Larix decidua*, *L. sibirica*. Среднее положение зани-

мают *Larix dahurica*, *Juniperus communis*, *J. virginiana*, *J. turkestanica*, *Picea pungens*.

Величина зимней транспирации зависит от метеорологических факторов среды. Повышение температуры и понижение относительной влажности воздуха вызывает у хвойных растений усиление транспирации.

Между интенсивностью зимней транспирации и оводненностью тканей хвойных пород не наблюдается четкой корреляции. Для отдельных высокооводненных видов характерен незначительный расход воды на транспирацию (*Pinus sibirica*).

Зимнее иссушение хвойных растений от высокого расхода воды на транспирацию не наблюдается.

ГЛАВА III. ЗИМОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ

Данные по зимостойкости хвойных растений описываются в работах А.В.Гурского (1957), Е.Ш.Белорусец (1960), З.П.Бирюковой (1969, 1972, 1974), В.М.Горбюк (1971), И.А.Смирнова (1972), З.И.Лучник (1973), А.Ф.Портянко (1974), И.С.Сафарова и М.И.Агамировой (1975), Б.М.Алимбека (1978) и др.

По сведениям И.И.Туманова и О.А.Красавцева (1955), хвойные растения, как и все другие, проходят две фазы закаливания: первая – при положительных температурах (немного выше 0°), вторая – при отрицательных. Хвойные растения считаются зимостойкими, однако при интродукции в другие условия наблюдается повреждение их после зимовки. Так, по сообщению А.В.Гурского (1957), в Киеве и Одессе неблагоприятные условия вегетации способствовали вымерзанию или значительному повреждению хвойных пород, родиной которых была Сибирь. По данным автора, там *Larix dahurica* переносит морозы до -60°C , а в Западной Европе ее губят незначительные заморозки.

По сообщению В.М.Горбюк (1971), в Ростовском ботаническом саду в суровую зиму 1968–1969 гг. (когда морозы были на $5,3 - 6,0^{\circ}\text{C}$ ниже нормы) отмечены повреждения хвойных пород, хотя зиме предшествовала благоприятная осень.

И.С.Сафаров и М.И.Агамирова (1975) показали, что зимостойкость отдельных видов сосны зависит не только от действия

неблагоприятных факторов внешней среды, но и от происхождения вида. В условиях Апшерона наиболее зимостойкими являются представители крымско-кавказской, средиземноморской и юго-восточно-азиатской флор, а представители северо-американской флоры оказались незимостойкими.

Степень зимостойкости хвойных растений устанавливали по шкале Н.К.Вехова (1949), согласно которой:

5 - повреждений нет, вполне зимостойкие растения, благополучно зимующие не только в нормальные, но и в суровые зимы;

4 - повреждается только хвоя от весенних и осенних заморозков. Растения зимостойкие, пригодные для широкой культуры в данном районе при высокой агротехнике;

3 - обмерзают только невзревшие годовичные побеги. Растения среднезимостойкие, требуют более благоприятных условий и тщательного ухода;

2 - обмерзают взревшие годовичные и многолетние побеги. Растения малозимостойкие, их можно культивировать в данном районе в очень ограниченном количестве при создании определенных защитных условий;

1 - растения обмерзают до корневой шейки, но восстанавливаются порослью от ствола или пня, малоперспективны для культуры в данном районе;

0 - гибель всего растения, растения незимостойкие, не пригодны для культуры в данном районе.

Результаты исследований показали, что некоторые хвойные породы неудовлетворительно переносят зимний период (табл.14). Так, у *Abies nordmanniana* ежегодно после зимовки отмечается повреждение одно-, двух- и трехлетних побегов, а у *Abies alba*, *A. birica* и *Juniperus virginiana* в отдельные годы - одногодичных побегов. У остальных исследуемых растений повреждений не оказалось. Следует указать, что в осенний и зимний периоды при визуальном осмотре не отмечено повреждений хвойных растений. Чаще всего они наблюдаются в марте и начале апреля.

Весной 1980 г. нами в Чуйском питомнике, расположенном в ущелье Кегеты, было обследовано состояние хвойных пород после зимовки 1979-1980 гг. Все саженцы *Picea schrenkiana* и *Pinus vestris* не имели повреждений. Повреждению в основном были подвержены саженцы *Pinus pallasiana* трехлетнего и семилетнего

возраста. В зимний период эти саженцы имели нормальную окраску хвои. Повреждение произошло в середине марта, когда температура воздуха днем была положительная, а ночью — отрицательная. По нашему мнению, массовый характер повреждения и гибели *P. pallasiana* является результатом резкого перепада температур в дневные и ночные часы.

З.П.Бирюкова (1972) также считает, что причина повреждения *Pinus sylvestris* в зимний период в условиях Северного Казахстана заключается в резком перепаде температур, вызванном совместным действием инсоляции и мороза.

И.А.Смирнов (1972) показал, что в Северном Прибалхашье *Abies sibirica* и *Picea obovata*, характеризующиеся непродолжительным периодом роста, погибают в зимнее время скорее не от величины минимальной температуры, а от несовпадения их годовых морфо-физиологических циклов с погодными условиями.

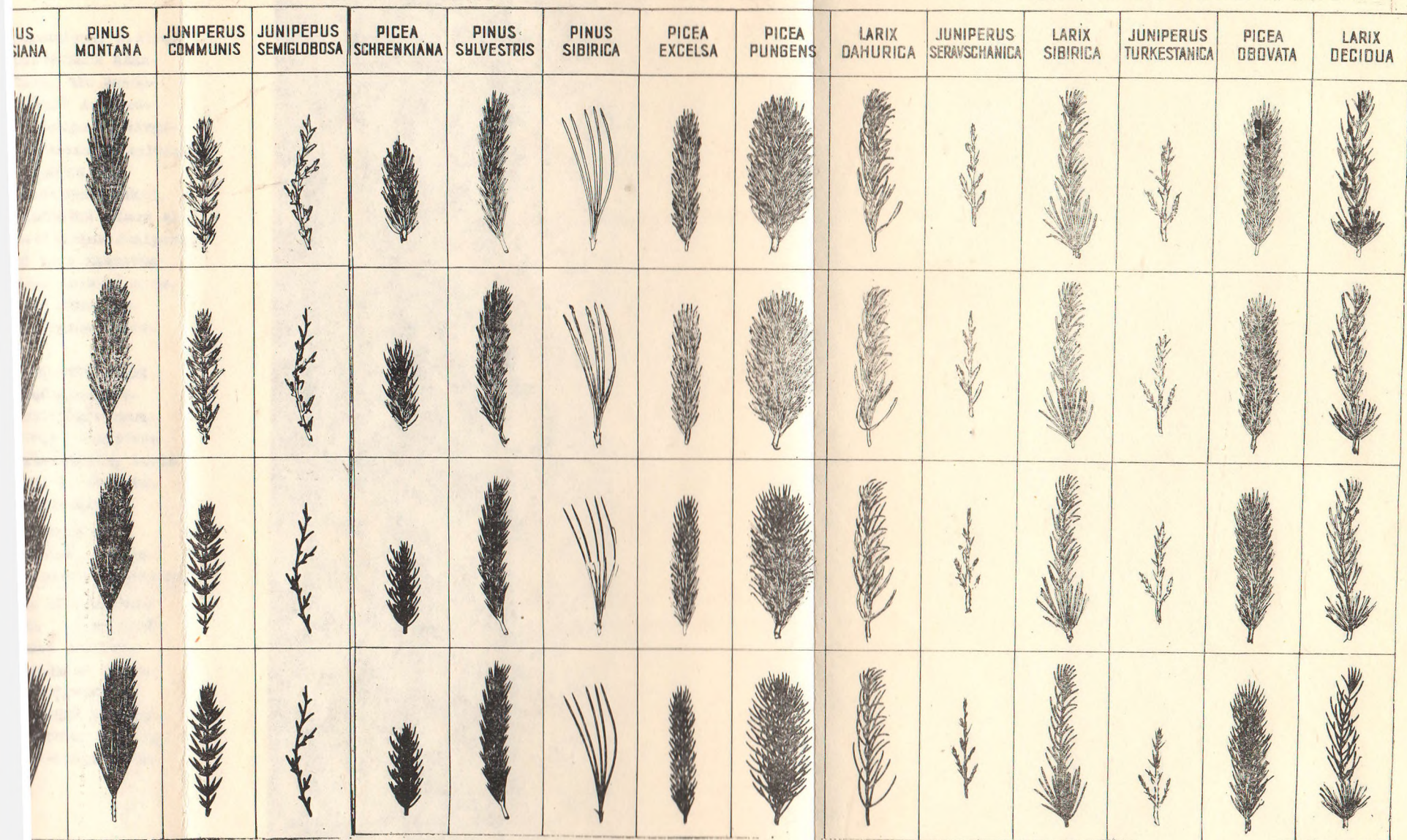
Нами были сопоставлены данные по зимостойкости хвойных пород и расходом влаги на транспирацию в зимний период (см. табл. I2 и I4). Так, *Abies nordmanniana*, *A. alba*, *A. sibirica*, характеризующиеся повышенной транспирацией, оказались поврежденными после зимовки. Однако такая зависимость присуща не всем растениям. *Picea obovata*, *P. schrenkiana*, *P. excelsa*, отличающиеся повышенным расходом воды в зимний период, после зимовки не повреждались.

Для определения зимостойкости растений важно выяснить их реакцию на действие температурного фактора. В связи с этим в зимний период мы проводили изучение морозостойкости хвойных пород методом прямого промораживания в морозильном шкафу в диапазоне отрицательных температур 28 — 35°C. При таком температурном режиме отмечалось повреждение хвои только у представителей рода *Abies*.

Ввиду ранне- и поздневесенних заморозков в районе исследования были проведены испытания на вновь отросших побегах в климатической камере "FEUTRON" при (-4) — (-12°C) и относительной влажности воздуха 80%, с последующим определением процента гибели хвои. Результаты исследования показали, что хвойные растения по устойчивости к низким температурам в начале вегетации можно разделить на четыре группы: незаморозкостойчивые, среднезаморозкостойчивые, заморозкостойчивые и высокозаморозко-

Зимостойкость растений

Растение	Степень зимостойкости по шкале Н.К. Вехова				
	1976- 1977	1977- 1978	1978- 1979	1979- 1980	1980- 1981
<i>Abies nordmanniana</i>	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3
<i>Abies alba</i>	3-4	3-4	3-4	5	5
<i>Abies sibirica</i>	3-4	4	5	5	5
<i>Juniperus virginiana</i>	3-4	5	5	5	4-5
<i>Juniperus communis</i>	5	5	5	5	5
<i>Juniperus semiglobosa</i>	5	5	5	5	5
<i>Juniperus seravschanica</i>	5	5	5	5	5
<i>Juniperus turkestanica</i>	5	5	5	5	5
<i>Larix dahurica</i>	5	5	5	5	5
<i>Larix decidua</i>	5	5	5	5	5
<i>Larix sibirica</i>	5	5	5	5	5
<i>Picea excelsa</i>	5	5	5	5	5
<i>Picea obovata</i>	5	5	5	5	5
<i>Picea pungens</i>	5	5	5	5	5
<i>Picea schrenkiana</i>	5	5	5	5	5
<i>Pinus montana</i>	5	5	5	5	5
<i>Pinus pallasiana</i>	5	5	5	5	5
<i>Pinus sylvestris</i>	5	5	5	5	5
<i>Pinus sibirica</i>	5	5	5	5	5



г.). Затемненные части хвой и побегов — повреждение низкими температурами.

Таблица 14

Зимостойкость растений

Растение	Степень зимостойкости по шкале Н.К. Вехова (баллы)				
	1976-1977	1977-1978	1978-1979	1979-1980	1980-1981
<i>Abies nordmanniana</i>	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3
<i>Abies alba</i>	3-4	3-4	3-4	5	5
<i>Abies sibirica</i>	3-4	4	5	5	5
<i>Juniperus virginiana</i>	3-4	5	5	5	4-5
<i>Juniperus communis</i>	5	5	5	5	5
<i>Juniperus semiglobosa</i>	5	5	5	5	5
<i>Juniperus seravschanica</i>	5	5	5	5	5
<i>Juniperus turkestanica</i>	5	5	5	5	5
<i>Larix dahurica</i>	5	5	5	5	5
<i>Larix decidua</i>	5	5	5	5	5
<i>Larix sibirica</i>	5	5	5	5	5
<i>Picea excelsa</i>	5	5	5	5	5
<i>Picea obovata</i>	5	5	5	5	5
<i>Picea pungens</i>	5	5	5	5	5
<i>Picea schrenkiana</i>	5	5	5	5	5
<i>Pinus montana</i>	5	5	5	5	5
<i>Pinus pallasiana</i>	5	5	5	5	5
<i>Pinus sylvestris</i>	5	5	5	5	5
<i>Pinus sibirica</i>	5	5	5	5	5

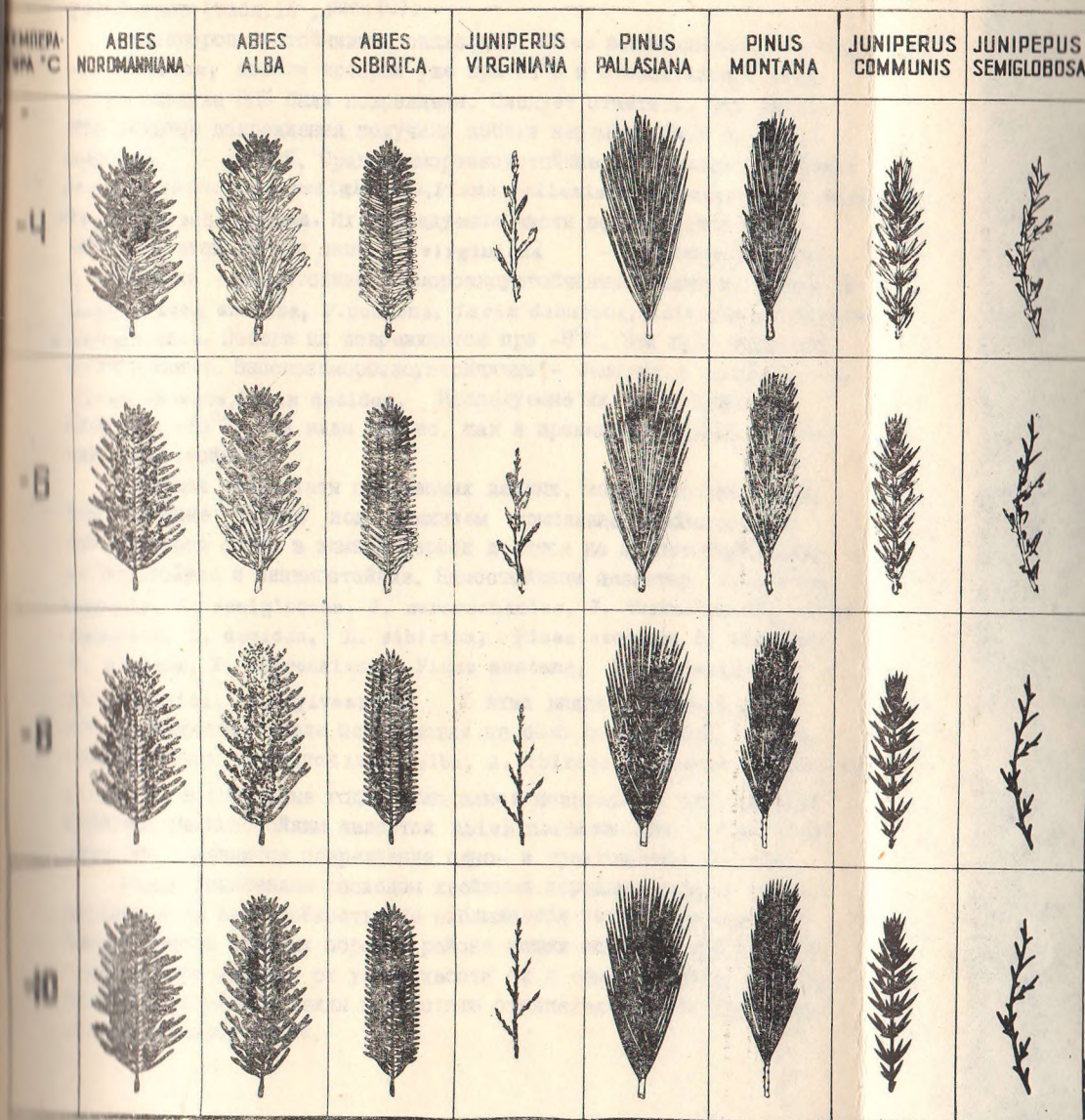


Рис. 10. Зимостойкость хвойных пород (май, 1981 г.). Затемненные части хвои и побегов

устойчивые (табл. I5, рис. I0).

Незаморозкоустойчивыми оказались *Abies nordmanniana*, *A. alba*, *A. sibirica*, побеги которых уже при -4°C и относительной влажности воздуха 80% были повреждены. Следует отметить, что наиболее сильные повреждения получили побеги незимостойкой *A. nordmanniana* - до 80%. Среднезаморозкоустойчивые - *Juniperus virginiana*, *J. communis*, *J. semiglobosa*, *Pinus pallasiana*, *P. montana*, *P. sylvestris*, *Picea schrenkiana*. Их исследуемые части повреждаются при -6°C . Из этой группы лишь *J. virginiana* - среднезимостойкий, а остальные - зимостойкие. Замерозкоустойчивыми являются *Pinus sibirica*, *Picea excelsa*, *P. pungens*, *Larix dahurica*, *L. sibirica*, *Juniperus seravschanica*. Побеги их повреждаются при -8°C . Эти виды являются зимостойкими. Высокозаморозкоустойчивые - *Juniperus turkestanica*, *Picea obovata*, *Larix decidua*. Исследуемые их части повреждаются при -10°C . Эти виды так же, как и предыдущая группа растений, зимостойкие.

Обобщая результаты полученных данных, можно сделать вывод, что хвойные породы под влиянием комплекса неблагоприятных факторов среды в зимний период делятся на зимостойкие, среднезимостойкие и незимостойкие. Зимостойкими являются *Juniperus communis*, *J. semiglobosa*, *J. seravschanica*, *J. turkestanica*, *Larix dahurica*, *L. decidua*, *L. sibirica*, *Picea excelsa*, *P. obovata*, *P. pungens*, *P. schrenkiana*, *Pinus montana*, *P. pallasiana*, *P. sibirica*, *P. sylvestris*. У этих видов в течение всех лет исследования после перезимовки не было повреждений. К среднезимостойким относятся *Abies alba*, *A. sibirica*, *Juniperus virginiana*, у которых в отдельные годы наблюдались повреждения одногодичных побегов. Незимостойким является *Abies nordmanniana*, у которой ежегодно отмечаются повреждения одно- и трехгодичных побегов.

Между повышенным расходом хвойными породами воды на транспирацию и их зимостойкостью не наблюдается четкой корреляции. Зимостойкость хвойных пород в районе наших исследований в значительной мере зависит от устойчивости их к температурному фактору. Наиболее устойчивые виды к действию отрицательных температур являются и зимостойкими.

Таблица 15

Заморозкоустойчивость растений $\%$
(19.V.1981 г.)

Р а с т е н и е	Температура в камере, °C				
	-4	-6	-8	-10	-12
<i>Abies nordmanniana</i>	80	100	100	100	100
<i>Abies alba</i>	40	90	100	100	100
<i>Abies sibirica</i>	20	90	100	100	100
<i>Juniperus virginiana</i>	0	80	100	100	100
<i>Pinus pallasiana</i>	0	50	100	100	100
<i>Pinus montana</i>	0	50	100	100	100
<i>Juniperus communis</i>	0	30	100	100	100
<i>Juniperus semiglobosa</i>	0	40	100	100	100
<i>Picea schrenkiana</i>	0	70	100	100	100
<i>Pinus sylvestris</i>	0	10	100	100	100
<i>Pinus sibirica</i>	0	0	50	100	100
<i>Picea excelsa</i>	0	0	50	100	100
<i>Picea pungens</i>	0	0	50	100	100
<i>Larix dahurica</i>	0	0	50	100	100
<i>Juniperus seravschanica</i>	0	0	40	100	100
<i>Larix sibirica</i>	0	0	30	100	100
<i>Juniperus turkestanica</i>	0	0	0	80	100
<i>Picea obovata</i>	0	0	0	60	100
<i>Larix decidua</i>	0	0	0	50	100

* 0 - повреждение отсутствует
100 - гибель хвои и побегов

Исследований по жароустойчивости хвойных растений очень мало, так как этим вопросом стали заниматься лишь в последние годы. Некоторые сведения об этом имеются в работах Ю.К.Подгорного (1972), З.П.Вирюковой и Н.В.Харламовой (1976), С.А.Мамаева и Л.М.Дорофеева (1977).

Наши исследования показывают, что жароустойчивость хвойных растений меняется в течение вегетационного периода, достигая максимума в конце вегетации (табл. IБ): *Pinus sibirica* в мае 1977 г. выдерживала температуру в 50°C, июне – 55, июле – 56, августе – 57°C.

В целом испытуемые растения можно разделить на три группы: слабо-, средне- и повышеннотермостойчивые.

К группе слаботермостойчивых растений относятся *Larix sibirica*, *L. decidua*, *L. dahurica*, *Abies alba*, *A. nordmanniana*, *A. sibirica*, *Picea excelsa*, *P. obovata*, критической температурой для которых за вегетационный сезон является +49 – 53°C.

В группу среднетермостойчивых растений входят *Picea pungens*, *Pinus sylvestris*, *P. pallasiana*, *P. montana*, *Juniperus virginiana*, *J. seravschanica*, *J. semiglobosa*, *J. communis*. Критической температурой для них является 54 – 55°C.

Повышенной жароустойчивостью обладают *Pinus sibirica*, *Picea schrenkiana*, *Juniperus turkestanica*, которые повреждаются более высокой температурой, чем предыдущие породы, а именно 56 – 57°C.

Летом 1977 г. жароустойчивость исследуемых растений была несколько ниже, чем летом 1976 г. (рис. II). Однако установленный порядок расположения растений в 1977 г. по устойчивости к повышенной температуре в основном сохранился. Лишь *Juniperus communis* по данным 1977 г. можно отнести к группе повышеннотермостойчивых. При сравнении кривых на участках устойчивости к повышенной температуре слаботермостойчивой *Larix sibirica*, среднетермостойчивой *Pinus pallasiana* и повышеннотермостойчивой *Pinus sibirica* видно, что этот показатель летом 1977 г. был ниже, чем летом 1976 г. Такое различие по годам в устойчивости хвойных растений к повышенной температуре зависит от погодных условий. Летом 1976 г. зарегистрирована более высокая

температура и низкая влажность воздуха, меньшее количество осадков, обилие солнечной радиации, по сравнению с летом 1977 г.

Л.Г.Брегетова (1960) отмечает, что степень устойчивости протоплазмы растений к повышенной температуре в течение вегетации определяется условиями произрастания растений, генетической и экологической их принадлежностью.

По данным некоторых исследователей, жароустойчивость хвойных растений на протяжении вегетационного периода чрезвычайно изменчива (Подгорный, 1972; Бирюкова и Харламова, 1976; Дорофеева, 1978).

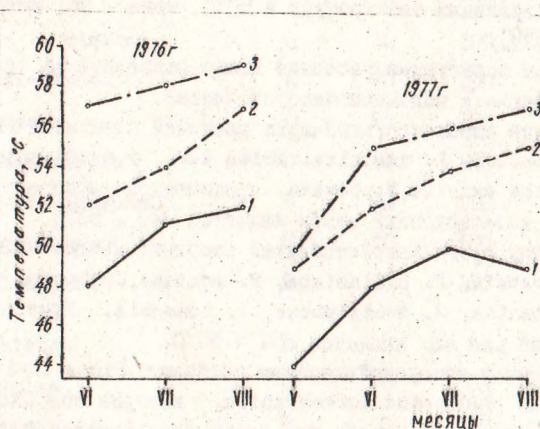


Рис. II. Жароустойчивость растений :

1 - *Larix sibirica* ; 2 - *Pinus pallasiana* ;
3 - *Pinus sibirica*

Л.М.Дорофеева (1978) при изучении жаростойкости в условиях г.Свердловска в годичном цикле отметила повышение теплоустойчивости вегетационных органов *Pinus sylvestris* с начала вегетации до октября. В зимние месяцы (период покоя) устойчивость к повышенной температуре была максимальной. В весенний период наблюдается снижение жаростойкости растений. Автор делает вывод, что летний подъем жаростойкости растений объясняется как адаптационный эффект, ведущим фактором которого является супероптимальные летние температуры. Зимний подъем

Таблица 16

Жароустойчивость растений, 1977 г.

Р а с т е н и е	Детальная температура, °C			
	I6.Y	I6.YI	I5.YII	I6.YIII
<i>Larix sibirica</i>	44	48	50	49
<i>Abies sibirica</i>	40	48	50	49
<i>Abies nordmanniana</i>	40	48	51	50
<i>Larix dahurica</i>	39	47	50	51
<i>Larix decidua</i>	41	49	52	53
<i>Picea excelsa</i>	46	49	52	52
<i>Picea obovata</i>	40	50	52	53
<i>Abies alba</i>	41	50	52	53
<i>Juniperus semiglobosa</i>	46	52	53	54
<i>Juniperus seravschanica</i>	48	52	54	54
<i>Juniperus virginiana</i>	46	52	53	54
<i>Juniperus communis</i>	44	52	54	55
<i>Pinus pallasiana</i>	49	52	54	55
<i>Picea pungens</i>	46	53	54	55
<i>Pinus montana</i>	50	52	54	55
<i>Pinus sylvestris</i>	50	52	54	55
<i>Juniperus turkestanica</i>	50	53	55	56
<i>Picea schrenkiana</i>	47	50	55	56
<i>Pinus sibirica</i>	50	55	56	57

жаростойкости — следствие неспецифического повышения устойчивости в результате холодной закалки.

Обобщая итоги наблюдений, можно утверждать, что жароустойчивость имеет важное значение для жизнедеятельности хвойных растений в засушливых условиях. Жароустойчивые виды лучше приспособляются к длительному действию повышенных температур (*Juniperus turkestanica*, *Picea schrenkiana*, *Pinus sibirica*), слабожароустойчивые (*Abies sibirica*) — хуже. Однако слабожароустойчивые хвойные растения при достаточном поливе могут успешно расти (*Larix sibirica*, *L. dahurica*).

Устойчивость хвойных растений к повышенным температурам меняется в течение вегетационного периода. У большинства видов наблюдалось нарастание жароустойчивости к концу вегетации.

ГЛАВА V . СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Засоленные почвы представляют собой крайне неблагоприятный субстрат для произрастания хвойных растений (Мигунова, 1976). По данным Е.А. Жемчужникова (1950, 1951), хвойные породы менее солестойки, чем лиственные. Среди них наиболее солеустойчивые *Pinus sylvestris*, наименее — *Larix dahurica*. И.А. Смирнов (1972) в условиях пустынной зоны Прибалхашья отметил слабую солеустойчивость *Pinus sylvestris*, *Juniperus virginiana*, *Larix sibirica*.

По данным И.А. Крупенникова и О.Г. Шейндис (1959), *Juniperus virginiana* и *Biota orientalis* успешно могут произрастать на засоленных морских побережьях. При этом они образуют универсальную корневую систему с одинаково хорошо развитыми стержневыми и двумя ярусами ветвящихся горизонтально корней. В неблагоприятных условиях изменяющегося водного и солевого режимов такой тип корневой системы обеспечивает хвойным растениям значительную устойчивость.

На основании наших данных и данных других исследователей Е.С. Мигунова (1976) группирует древесные растения по степени устойчивости к засолению почвы. Из хвойных наиболее солеустойчивыми являются *Biota orientalis*, разновидность *Pinus sylvestris* (сосна меловая), а также *P. oiderica*. В группу слабосолесистых растений входят *Pinus pallasiana*, *P. sylvestris*, *P. pinaster*.

ter, *Juniperus sabina*, *J. virginiana*, в группу очень слабон-
носливых - *Larix sibirica*.

Нами изучалась устойчивость хвойных пород к действию трех
видов солей: натрия сернокислого, хлористого и углекислого.

При действии растворов сернокислого натрия наиболее соле-
устойчивыми являлись *Juniperus turkestanica*, *Picea schrenkiana*,
Pinus sibirica (табл. I7). В 1977 г. для хвои *Juniperus turkes-*
tanica в среднем за вегетационный сезон критической была
0,76 N концентрация Na_2SO_4 , для хвои *Pinus sibirica* - 0,55 N.

Неустойчивыми к действию растворов сернокислого натрия
оказались *Larix sibirica*, *L. dahurica* и *Abies sibirica*. В
среднем за вегетационный период критической для хвои *Larix sibirica*
и *L. dahurica* был 0,14 N раствор Na_2SO_4 .

Устойчивость к действию растворов сернокислого натрия ме-
няется в течение вегетации. В мае все испытуемые растения ока-
зались наименее солеустойчивыми. Максимальная солеустойчивость
наблюдается в июле. С августа устойчивость к действию раство-
ров сернокислого натрия у большинства растений снижается. В
мае 1977 г. для хвои *Pinus pallasiana* летальным является 0,20 N
раствор Na_2SO_4 , в июне - 0,25 N, июле - 0,60 N, августе -
0,25 N; в 1978 г. - соответственно 0,01 N, 0,10 N, 0,40 N и
0,25 N растворы (рис. I2).

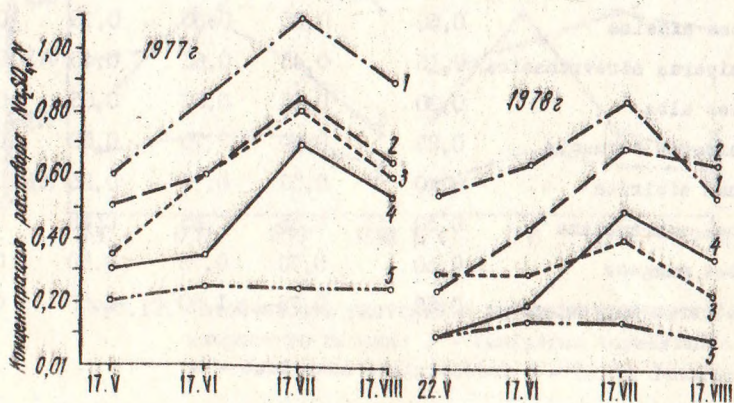


Рис. I2 Устойчивость растений к действию сернокислого
натрия: I - *Juniperus turkestanica*;
2 - *Pinus sibirica*; 3 - *Juniperus communis*;
4 - *Pinus pallasiana*; 5 - *Larix dahurica*.

Устойчивость растений к действию растворов
сернокислого натрия, 1977 г.

Растение	! Концентрация растворов Na_2SO_4 , ! вызывающая 50% повреждение хвои				
	! I7.V	! I7.VI	! I7.VII	! I7.VIII	! Средняя
<i>Larix sibirica</i>	0,10	0,15	0,15	0,15	0,14
<i>Larix dahurica</i>	0,10	0,15	0,15	0,15	0,14
<i>Abies sibirica</i>	0,10	0,15	0,20	0,40	0,21
<i>Pinus sylvestris</i>	0,20	0,25	0,45	0,10	0,25
<i>Larix decidua</i>	0,15	0,30	0,40	0,30	0,29
<i>Abies nordmanniana</i>	0,10	0,15	0,60	0,30	0,29
<i>Juniperus virginiana</i>	0,10	0,30	0,50	0,35	0,31
<i>Picea obovata</i>	0,20	0,35	0,25	0,45	0,31
<i>Pinus montana</i>	0,20	0,25	0,30	0,50	0,31
<i>Juniperus semiglobosa</i>	0,25	0,65	0,40	0,01	0,33
<i>Pinus pallasiana</i>	0,20	0,25	0,60	0,45	0,38
<i>Picea excelsa</i>	0,50	0,65	0,30	0,15	0,40
<i>Juniperus seravschanica</i>	0,15	0,45	0,65	0,45	0,43
<i>Abies alba</i>	0,30	0,45	0,50	0,55	0,45
<i>Juniperus communis</i>	0,25	0,50	0,70	0,50	0,49
<i>Pinus sibirica</i>	0,40	0,50	0,75	0,55	0,55
<i>Picea schrenkiana</i>	0,50	0,65	0,65	0,45	0,56
<i>Picea pungens</i>	0,50	0,70	0,75	0,50	0,61
<i>Juniperus turkestanica</i>	0,50	0,75	1,00	0,80	0,76

Сравнение результатов двухлетних исследований по устойчивости испытуемых пород к действию растворов сернокислого натрия показывает, что растения в 1977 г. были более устойчивыми, чем в 1978 г. И это вполне естественно, т.к. под влиянием изменений климатических условий по годам у растений изменяется ритм развития, что обуславливает определенную реакцию их на действие различных факторов среды. Таким образом, различие в погодных условиях в годы наших исследований и объясняют неодинаковую устойчивость хвойных растений к действию растворов сернокислого натрия.

При действии хлористого натрия наиболее устойчивыми были *Picea schrenkiana*, *Pinus sibirica*, *Juniperus turkestanica*, а неустойчивыми - *Larix sibirica*, *L.dahurica*, *Abies sibirica* (табл.18). Среднесезонная солеустойчивость хвои *Juniperus turkestanica* в 1977 г. равна 0,56N, а в 1978 г. - 0,46N растворам NaCl, хвои *L.dahurica* соответственно 0,11 N и 0,05N .

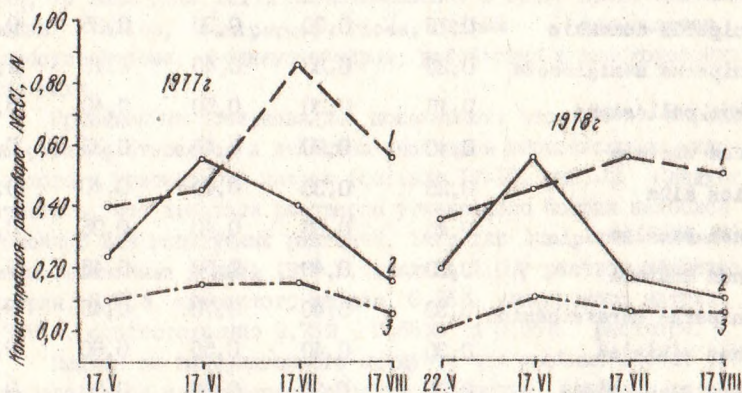


Рис.13. Устойчивость растений к действию растворов хлористого натрия: 1 - *Juniperus turkestanica*; 2 - *Juniperus semiglobosa*; 3 - *Larix dahurica*

Устойчивость растений к растворам хлористого натрия в течение вегетации изменяется так же, как и при действии серно-

Таблица 18

Устойчивость растений к действию растворов
хлорида натрия, 1977 г.

Растение	! Концентрация раствора NaCl, вызывающая ! 50%-е повреждение хвои, л				
	! I7.V	! I7.VI	! I7.VII	! I7.VIII	! Средняя
<i>Larix sibirica</i>	0,10	0,10	0,15	0,05	0,10
<i>Larix dahurica</i>	0,10	0,15	0,15	0,05	0,11
<i>Abies sibirica</i>	0,15	0,15	0,20	0,20	0,18
<i>Larix decidua</i>	0,15	0,30	0,35	0,25	0,26
<i>Pinus sylvestris</i>	0,15	0,30	0,60	0,01	0,27
<i>Abies nordmanniana</i>	0,10	0,25	0,40	0,40	0,29
<i>Juniperus virginiana</i>	0,20	0,30	0,50	0,20	0,30
<i>Juniperus communis</i>	0,15	0,30	0,50	0,35	0,33
<i>Juniperus semiglobosa</i>	0,25	0,55	0,40	0,15	0,34
<i>Pinus pallasiana</i>	0,15	0,30	0,50	0,40	0,34
<i>Picea obovata</i>	0,40	0,20	0,45	0,35	0,35
<i>Abies alba</i>	0,25	0,35	0,40	0,40	0,35
<i>Picea excelsa</i>	0,45	0,65	0,40	0,05	0,36
<i>Pinus montana</i>	0,30	0,40	0,50	0,45	0,41
<i>Juniperus seravschanica</i>	0,30	0,40	0,70	0,45	0,46
<i>Pinus sibirica</i>	0,30	0,40	0,55	0,60	0,46
<i>Picea schrenkiana</i>	0,50	0,30	0,60	0,50	0,48
<i>Juniperus turkestanica</i>	0,40	0,45	0,85	0,55	0,56
<i>Picea pungens</i>	0,50	0,65	0,85	0,45	0,61

кислого натрия (см. табл. I8, рис. I3). Для *Juniperus turkestanica* в мае 1977 г. критическими явились 0,40 N, июне - 0,45 N, июле - 0,85 N, августе - 0,45 N растворы NaCl, для *J. semiglobosa* соответственно 0,25 N, 0,55 N, 0,40 N и 0,25 N растворы.

При действии растворов углекислого натрия наиболее устойчивыми оказались *Pinus sibirica*, *Picea pungens*, *J. turkestanica*, неустойчивыми *Abies sibirica*, *Larix dahurica*, *L. sibirica* (табл. I9). Среднесезонная устойчивость хвои *P. sibirica* в 1977 г. равна 0,41 N раствору Na_2SO_4 , хвои *L. dahurica* - 0,03 N.

Устойчивость растений к действию растворов углекислого натрия так же меняется в течение вегетации (см. табл. I9, рис. I4). Для слабосолеустойчивой *L. dahurica* критическими в мае 1977 г. явились 0,01 N, июне - 0,05 N, июле - 0,15 N, августе - 0,10 N растворы Na_2CO_3 , для *P. sibirica* соответственно 0,10 N, 0,45 N, 0,50 N, 0,60 N растворы.

Что касается устойчивости хвойных растений по родам к действию растворов сернокислого, хлористого и углекислого натрия, то виды рода *Larix* слабовыносливы, а среди представителей родов *Abies*, *Juniperus*, *Picea*, *Pinus* встречаются слабоустойчивые, среднеустойчивые, устойчивые и высокоустойчивые виды.

Проведенные исследования показывают, что хвойные породы по-разному относятся к действию растворов сернокислого, хлористого и углекислого натрия (см. табл. I7-I9, рис. I5). Следует отметить, что действие растворов углекислого натрия наиболее токсично для испытуемых растений. Так, для *Juniperus turkestanica* летальными в июле 1977 г. явились 1,0 N раствор сернокислого натрия, 0,85 N хлористого натрия, 0,35 N углекислого натрия, в 1978 г. соответственно 0,75 N, 0,55 N и 0,35 N растворы.

Исходя из вышеуказанного следует, что хвойные породы характеризуются неодинаковой солеустойчивостью. Наиболее устойчивыми к действию растворов трех видов солей являются *Juniperus turkestanica*, *Pinus sibirica*, *Picea schrenkiana*, а неустойчивыми - *Abies sibirica*, *Larix dahurica*, *L. sibirica*.

Солеустойчивость хвойных пород меняется в течение вегетационного периода. Максимальная солеустойчивость отмечается в середине и в конце вегетации.

Для исследуемых хвойных пород наиболее токсичны растворы углекислого натрия, нежели хлористого и сернокислого.

Устойчивость растений к действию растворов
углекислого натрия, 1977 г.

Растение	! Концентрация раствора Na_2CO_3 , вызывающая ! 50%-е повреждение хвои, %				
	! I7.V	! I7.VI	! I7.VII	! I7.VIII	! Средняя
<i>Abies sibirica</i>	0,01	0,05	0,10	0,10	0,07
<i>Larix dahurica</i>	0,01	0,05	0,15	0,10	0,08
<i>Larix sibirica</i>	0,05	0,05	0,10	0,10	0,08
<i>Abies alba</i>	0,10	0,10	0,20	0,15	0,11
<i>Abies nordmanniana</i>	0,05	0,10	0,20	0,15	0,12
<i>Larix decidua</i>	0,10	0,15	0,20	0,15	0,15
<i>Picea obovata</i>	0,10	0,10	0,20	0,30	0,18
<i>Pinus sylvestris</i>	0,10	0,25	0,40	0,10	0,21
<i>Juniperus virginiana</i>	0,20	0,20	0,25	0,20	0,21
<i>Picea schrenkiana</i>	0,10	0,20	0,25	0,30	0,21
<i>Picea excelsa</i>	0,15	0,20	0,25	0,30	0,23
<i>Juniperus seravschanica</i>	0,15	0,20	0,30	0,30	0,24
<i>Juniperus communis</i>	0,10	0,20	0,30	0,40	0,25
<i>Pinus montana</i>	0,05	0,20	0,35	0,40	0,25
<i>Juniperus semiglobosa</i>	0,15	0,30	0,35	0,30	0,28
<i>Pinus pallasiana</i>	0,05	0,20	0,40	0,50	0,29
<i>Juniperus turkestanica</i>	0,25	0,30	0,35	0,30	0,30
<i>Picea pungens</i>	0,10	0,35	0,45	0,50	0,35
<i>Pinus sibirica</i>	0,10	0,45	0,50	0,60	0,41

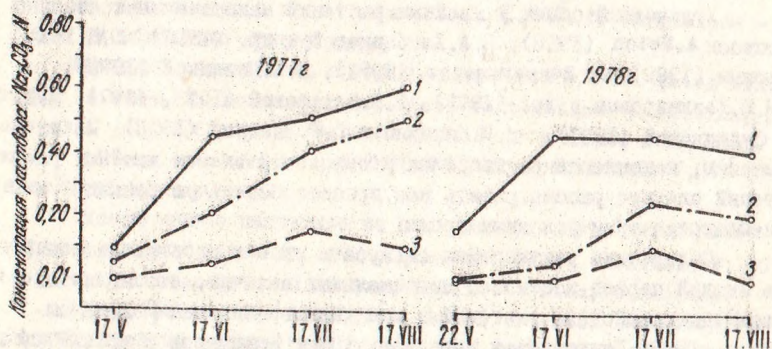


Рис.14. Устойчивость растений к действию растворов углекислого натрия: 1 - *Pinus sibirica*; 2 - *Pinus pallasiana*; 3 - *Larix dahurica*

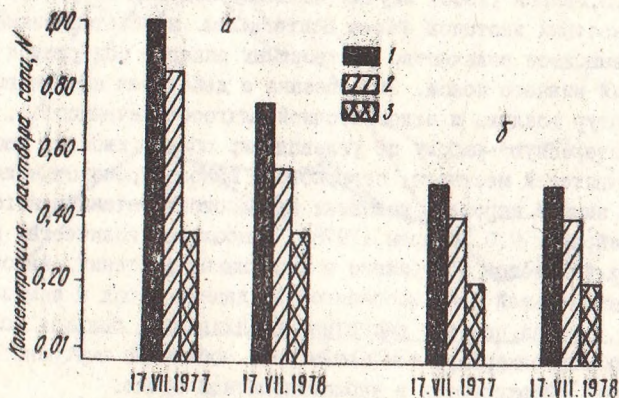


Рис.15. Устойчивость *Juniperus turkestanica* (а) и *Abies alba* (б) к действию растворов солей: 1 - сернокислого натрия; 2 - хлористого натрия; 3 - углекислого натрия

Углеводный обмен у хвойных растений наиболее обстоятельно описан А. Neich (1958), Н.А.Хлебниковой и др. (1963), Ю.П.Уваровым (1969), М. Senser u. a. (1971), Е.Ю.Новицкой (1971), Н.И.Казимировым и др. (1972), Г.В.Осетровой (1973, 1977), Н.Е. Судачковой (1977), В.В.Казарян и С.О.Закарян (1978). По их мнению, накопление растворимых углеводов в тканях хвойных растений следует рассматривать как приспособительную реакцию к неблагоприятным условиям среды.

Содержание растворимых сахаров в хвое и побегах растений в зимний период достигает максимальных величин, что является защитным свойством растений в холодное время года (Гулисавили, 1962; Ганюшкина и Музалева, 1970; Казимиров и др., 1972).

Г.М.Голомазова (1971) показала, что в хвое *Pinus sylvestris* лесостепной части Красноярского края с наступлением зимы значительно повышается содержание моно- и дисахаров и одновременно снижается количество крахмала. У растений обнаружены два максимума в содержании моносахаров – в октябре и декабре. Наибольшее количество дисахаров отмечено в феврале.

Ю.П.Уваров (1969) изучал динамику содержания углеводов в хвое высотных экотипов *Picea schrenkiana* в вегетационный период. Повышенное количество растворимых сахаров содержится в хвое растений нижнего пояса. Это связано с действием на нее высоких температур воздуха и недостаточной влагообеспеченностью.

Интересную работу по углеводному обмену хвойных растений – представителей местного, северного и южного происхождения провели в зимний период в условиях Ереванского ботанического сада В.В.Казарян и С.О.Закарян (1978). Наибольшее количество растворимых углеводов обнаружено в хвое южных растений. Авторы объясняют это меньшей приспособленностью данных пород к зимним условиям г.Еревана, поэтому растения накапливают большое количество растворимых сахаров, и тем самым они, мобилизуя внутренние возможности, адаптируются в неблагоприятной среде.

Полученные нами данные показали, что количество растворимых сахаров (моносахара + сахароза) в тканях исследуемых хвойных растений различно (табл.20). Минимальное содержание их в течение двух лет исследований отмечено у *Larix dahurica*, Juniperus

perus seravschanica, J. communis, J. semiglobosa, J. turkestanica, J. virginiana. Среднегодовое количество их в 1978-1979 гг. составляло в хвое *L.dahurica* 2,04%, *J. virginiana* - 3,65% к абсолютно сухому весу.

Максимум растворимых сахаров содержится в хвое *Abies sibirica*, *A.alba*, *A. nordmanniana*, *Picea schrenkiana*, *P.excelisa*, *P. obovata*. Среднегодовое количество их в хвое *Abies nordmanniana* и *Picea schrenkiana* в 1978-1979 гг. составляло 7,01% к абсолютно сухому весу.

Промежуточное положение по содержанию в хвое суммы растворимых сахаров занимают *Picea pungens*, *Pinus sibirica*, *P.sylvestris*, *P.montana*, *P.pallasiana*, *Larix sibirica*, *L.decidua*.

В родовом аспекте виды родов *Abies* и *Picea* характеризуются повышенным количеством растворимых сахаров, а виды рода *Juniperus* - пониженным. Для видов рода *Larix* и *Pinus* трудно установить строгую закономерность по содержанию в хвое растворимых сахаров.

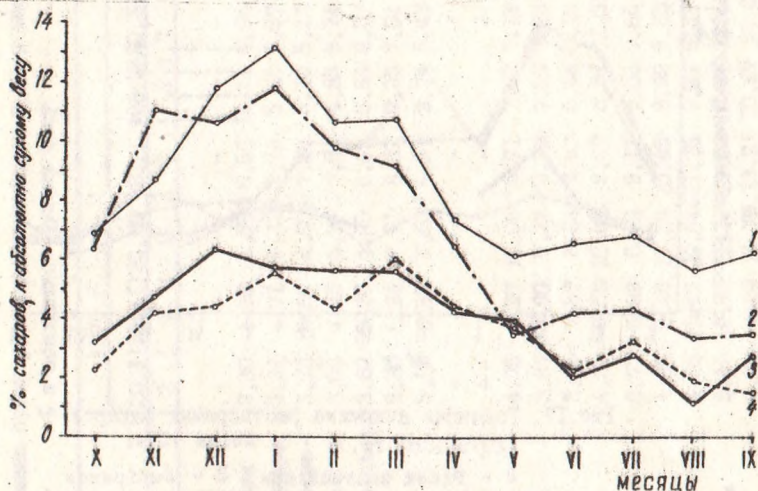


Рис.16. Годичная динамика растворимых сахаров (1978-1979 гг.): 1 - *Abies sibirica*; 2 - *Picea schrenkiana*; 3 - *Juniperus turkestanica*; 4 - *Juniperus virginiana*

Следует отметить, что повышенное количество растворимых сахаров в хвое у некоторых слабоморозостойких растений, в частности у *Abies nordmanniana*, отражает усиленную приспособительную реакцию на суровые условия района исследования. У *Juniperus seravschanica*, *J. semiglobosa* и других зимостойких пород количество растворимых сахаров снижено и весьма стабильно.

Отмечено два периода максимума накопления растворимых сахаров в тканях хвойных пород по сезонам: зимний и летний (рис.16, 17). Усиленное накопление их в зимний период обусловлено климатическими условиями и имеет большое защитное значение (Туманов, 1940; Максимов, 1952). Увеличение количества растворимых сахаров в тканях хвойных пород в жаркий засушливый летний период так же следует рассматривать как приспособительную реакцию растений к неблагоприятным условиям засухи района исследования.

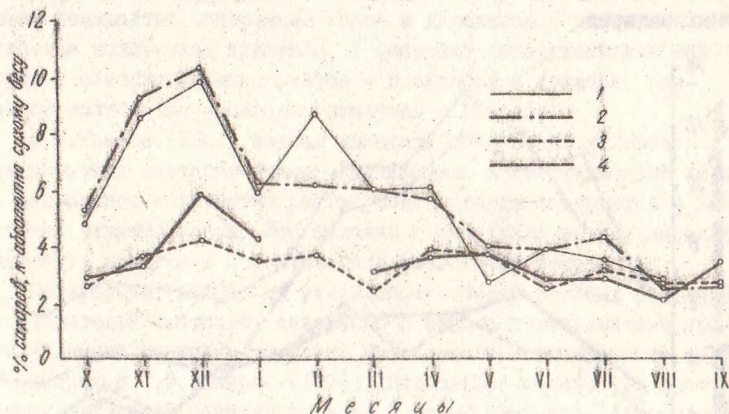


Рис.17. Годичная динамика растворимых сахаров (1979-1980 гг.): 1 — *Abies alba*; 2 — *Picea schrenkiana*; 3 — *Juniperus virginiana*; 4 — *Juniperus turkestanica*

Из вышеизложенного следует, что содержание в тканях растворимых углеводов (моносахара и сахарозы) у исследуемых нами

Динамика суммы растворимых сахаров в хвое растений,
% к абсолютно сухому весу

Растение	1978 г.				1979 г.										Среднее за год
	20.XI	20.XI	20.XII	20.I	20.II	20.III	20.IV	20.V	20.VI	20.VII	20.VIII	20.IX			
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14		
<i>Larix dahurica</i>	-	-	-	-	-	-	-	2,7I	2,58	1,5I	1,80	1,59			2,04
<i>Juniperus virginiana</i>	2,30	4,22	4,38	5,55	4,26	6,04	4,4I	3,56	2,2I	3,3I	1,85	1,5I			3,65
<i>Juniperus turkestanica</i>	3,2I	4,7I	6,32	5,73	5,62	5,57	4,30	3,86	2,00	2,78	1,24	2,75			4,00
<i>Juniperus semiglobosa</i>	3,20	5,66	4,50	7,28	5,19	5,22	4,53	3,60	3,30	3,00	1,74	2,65			4,14
<i>Juniperus communis</i>	3,06	4,85	6,77	7,84	4,85	5,74	3,40	7,20	3,07	2,72	2,24	2,49			4,5I
<i>Juniperus seravschanica</i>	3,82	5,28	4,55	6,69	5,64	6,07	3,94	4,90	2,9I	2,56	1,98	3,07			4,58
<i>Pinus pallasiana</i>	5,30	5,94	7,8I	8,32	7,25	7,04	4,53	4,50	1,65	3,34	2,12	3,29			5,09
<i>Pinus sibirica</i>	5,26	6,55	7,50	6,9I	5,74	5,43	5,14	3,44	3,65	3,1I	3,90	4,6I			5,10
<i>Larix decidua</i>	-	-	-	-	-	-	-	5,62	6,62	4,96	4,05	5,7I			5,38
<i>Larix sibirica</i>	-	-	-	-	-	-	-	6,0I	6,47	5,80	4,60	4,77			5,52
<i>Pinus montana</i>	4,75	7,97	10,08	9,7I	7,42	7,19	4,83	1,58	2,69	3,60	3,84	3,33			5,57
<i>Pinus sylvestris</i>	3,97	7,90	7,22	8,29	7,09	7,05	6,79	4,08	4,25	4,68	2,87	4,14			5,68
<i>Picea pungens</i>	5,18	7,87	8,24	9,97	8,46	9,15	5,33	4,52	2,69	3,76	1,99	3,08			5,84
<i>Picea obovata</i>	4,32	8,56	10,08	9,67	8,8I	11,3I	6,85	3,58	2,77	3,23	1,79	2,02			6,08
<i>Picea excelsa</i>	6,77	8,99	8,73	9,1I	9,03	9,66	7,0I	5,00	2,75	3,82	3,1I	4,1I			6,50
<i>Abies alba</i>	4,86	9,45	11,38	10,45	8,99	9,83	6,27	2,43	3,62	3,58	3,82	3,32			6,50
<i>Picea schrenkiana</i>	6,36	11,12	10,64	11,78	9,8I	9,19	6,50	3,45	4,16	4,42	3,38	3,47			7,0I
<i>Abies nordmanniana</i>	5,59	10,78	11,32	13,00	10,33	12,66	6,53	3,00	2,76	2,95	2,8I	2,68			7,0I
<i>Abies sibirica</i>	6,94	8,69	11,79	13,2I	10,67	10,83	7,40	6,1I	6,6I	6,89	5,70	6,32			8,43

хвойных пород различно. Наиболее важным является не абсолютное количество их в растениях, а изменчивость в течение года. Установлено два периода усиленного накопления растворимых сахаров — зимний и летний, что совпадает со временем наибольшего неблагоприятного действия факторов среды.

На основании собственных и литературных данных можно сделать вывод, что растворимые сахара играют большую роль в обеспечении устойчивости и приспособленности хвойных пород к неблагоприятным условиям среды. Характерной чертой является увеличение содержания сахаров в хвое в напряженные летний и зимний периоды. Это свидетельствует об их защитной и приспособительной функциях.

х х х

Таким образом, для хвойных растений определяющими для выращивания в континентальных условиях Чуйской долины Киргизии свойствами являются их морозо-, засухо-, жаро- и солеустойчивость.

Водный обмен служит интегральным показателем устойчивости и приспособленности хвойных растений к неблагоприятным условиям региона.

Оводненность хвои и побегов растений различная. К высокооводненным в течение года растениям относятся *Larix dahurica*, *L. sibirica*, *Abies nordmanniana*, *A. sibirica*, *Picea obovata*, *P. excelsa*, низкооводненным — *Pinus sibirica*, *Juniperus communis*, *J. semiglobosa*, *J. seravschanica*, *J. virginiana*, *J. turkestanica*. Строгой зависимости между устойчивостью хвойных растений и их оводненностью не наблюдается.

Устойчивость хвойных растений к обезвоживанию в течение вегетационного периода значительно меняется: наименьшая наблюдается в начале вегетации, наибольшая — в конце. В зимний период устойчивость хвойных растений к обезвоживанию значительно выше, чем в летний. Величина критической влажности хвои растений для каждого вида различна. Высокоустойчивыми к обезвоживанию растениями являются *Picea pungens*, *P. schrenkiana*, *Pinus sylvestris*, *P. sibirica*, слабоустойчивыми — *Larix dahurica*, *L. decidua*, *L. sibirica*.

Интенсивность транспирации хвойных растений в летний и зимний периоды тесно связана с метеорологическими факторами среды. Количество расхода воды на зимнюю транспирацию не достигает величины, вызывающей зимнее высыхание растений. Повышенная интенсивность летней транспирации играет важную терморегулирующую роль в жаркий период. Наиболее высокая транспирация отмечена у *Abies sibirica*, *A. alba*, *A. nordmanniana*, *Larix dahurica*, *L. decidua*, *L. sibirica*, *Picea obovata*, *P. excelsa*, низкая - *Pinus pallasiana*, *P. sylvestris*, *P. sibirica*, *Juniperus turkestanica*, *J. communis*, *J. seravschanica*, *J. virginiana*.

Зимостойкость хвойных растений в условиях чуйской долины в основном зависит от их устойчивости к температурному фактору. Устойчивые к низким температурам - *Pinus sibirica*, *Picea excelsa*, *P. pungens*, *P. obovata*, *Larix dahurica*, *L. decidua*, *L. sibirica*, *Juniperus seravschanica*, *J. turkestanica*, неустойчивые - *Abies nordmanniana*, *A. alba*, *A. sibirica*, *Juniperus virginiana*. Наиболее устойчивые к низким температурам виды являются и зимостойкими, наименее устойчивые - слабозимостойкими.

По устойчивости к повышенным температурам хвойные растения делятся на три группы: повышеннотеплоустойчивые (*Pinus sibirica*, *Picea schrenkiana*, *Juniperus turkestanica*), среднетеплоустойчивые (*Picea pungens*, *Pinus sylvestris*, *P. pallasiana*, *P. montana*, *Juniperus communis*, *J. virginiana*, *J. seravschanica*, *J. semiglobosa*), слаботеплоустойчивые (*Larix sibirica*, *L. dahurica*, *L. decidua*, *Abies alba*, *A. nordmanniana*, *A. sibirica*, *Picea excelsa*, *P. obovata*).

Хвойные растения характеризуются различной солеустойчивостью. Наиболее токсичны для растений растворы углекислого натрия, затем хлористого и сернокислого. В течение вегетации солеустойчивость растений постепенно повышается, достигая максимума в наиболее засушливое время - в июле.

Среди испытываемых растений наиболее устойчивыми к действию всех видов солей являются *Juniperus turkestanica*, *Pinus sibirica*, *Picea schrenkiana*, неустойчивыми - *Abies sibirica*, *L. dahurica*, *L. sibirica*.

Выявлены летние и зимние максимумы растворимых сахаров в хвое растений, которые соответствуют наиболее неблагоприятным периодам года; они имеют большое защитное значение. Повышенной устойчивостью к разнообразным неблагоприятным факторам в летний

и зимний периоды, а также действию растворов солей характеризуются в большинстве случаев представители родов *Picea*, *Pinus*, *Juniperus*, а пониженной — *Larix*, *Abies*.

На основании комплексно проведенных физиологических и биохимических исследований для озеленения различных категорий земель Чуйской долины как наиболее устойчивые к различным неблагоприятным факторам среды рекомендуются *Juniperus seravschanica*, *J. semiglobosa*, *J. communis*, *J. turkestanica*, *Picea pungens*, *P. schrenkiana*, *Pinus pallasiana*, *P. sibirica*, *P. sylvestris*, *P. montana*.

Менее устойчивые *Larix dahurica*, *L. decidua*, *L. sibirica*, *Abies alba*, *A. nordmanniana*, *A. sibirica*, *Picea obovata*, *P. excelsa*, *Juniperus virginiana* целесообразнее высаживать для озеленения ограниченной территории при создании соответствующих условий (соблюдение режима полива, посадка на менее освещенных солнцем местах и с учетом засоления почвы).

Л и т е р а т у р а

А к и л б а е в Б.Б. Водный режим лиственницы сибирской в зависимости от возраста и условий произрастания // Вестн. с.-х. науки Казахстана. — 1977. — № 3. — с. 93-97.

А к и л б а е в Б.Б. Водный режим видов рода *Larix* Mill., интродуцируемых в Северном Казахстане: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. — Алма-Ата, 1978. — 29 с.

А л е к с а н д р о в В.Я. Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитозкологии // Бот. ж., — 1956. — Т. 2. — № 7. — С. 939-961.

А л е к с а н д р о в В.Я. Цитофизиологические и цитозкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур // Тр. Бот. ин-та АН СССР. — Сер. 4 — 1963. — Вып. 16. — С. 234-279.

А л и м б е к Б.М. Основные факторы зимостойкости древесных экзотов в условиях южной тайги // Структура популяций и устойчивость растений на Урале: Тр. Ин-та экологии растений и животных. — Свердловск, 1978. — Вып. 116. — С. 116-123.

А л ь т е р г о т В.Ф. О причинах гибели растений при высоких температурах // Изв. АН СССР. — Сер. биол. — 1936. — № 1. — С. 79-88.

Альтергог В.Ф. Направленность обмена веществ при перегреве растений и вопросы их теплоустойчивости // Физиология устойчивости растений. - М., 1960. - С.568-572.

Ахматов К.А. Зимостойкость деревьев и кустарников, интродуцированных в пояс еловых лесов Терской Ала-Тоо. - Фрунзе, Изд-во АН Кирг.ССР, 1960. - 100 с.

Ахматов К.А. Адаптация древесных растений к засухе (на примере предгорий Киргизского Ала-Тоо). - Фрунзе: Илим, 1976. - 199 с.

Ахромейко А.И. Физиологическое обоснование создания устойчивых лесных насаждений. - М.: Лесная промышленность, 1965. - 312 с.

Белорусец Е.Ш. Морозостойкость представителей дендрофлоры Кавказа, акклиматизированных в условиях Киева // Физиология устойчивости растений. - М., 1960. - С.378-382.

Бирюкова З.П. О причинах зимней гибели сосны в Северном Казахстане // Вестн. с.-х. науки, 1969. - № II. - С.64-71.

Бирюкова З.П. Зимостойкость сосны обыкновенной в Северном Казахстане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Уфа, 1972. - 24 с.

Бирюкова З.П. Об экологической обусловленности зимостойкости сосны обыкновенной в Северном Казахстане // Леса и древесные породы Северного Казахстана. - Л.: 1974. - С.97-103.

Бирюкова З.П., Дворный А.К., Смирнов Н.Т. Водный режим сосны обыкновенной в древостоях разной густоты // Лесное хоз-во и агролесомелиорация в Казахстане: Науч. тр. Каз. НИИ лесного хоз-ва и агролесомелиорации. - Алма-Ата: Кайнар, 1973. - Вып. 8. - С.34-38.

Бирюкова З.П., Харламова Н.В. Водный режим и теплоустойчивость сосны обыкновенной разного возраста // Тр. Каз. НИИ лесного хоз-ва и агролесомелиорации. - Алма-Ата: Кайнар, 1976. - Т. 9. - С.70-73.

Бондаренко Н.Я. Транспирация сосны в культурах на песчаных землях Приволжья // Бюлл. Всесоюз. НИИ агролесомелиорации, 1970. - Вып. 7 (59). - С.29-32.

Брегетова Л.Г. Теплоустойчивость протоплазмы представителей некоторых экологических групп растений Таджикистана // Физиология устойчивости растений. - М., 1960. - С.601-606.

Вехов Н.К. Быстрота роста экзотов в условиях степи. - М., Л.: Гослесбуиздат, 1949. - 84 с.

Влияние засоления на состояние и активность фотосинтезирующего аппарата растений /Удовенко Г.В., Семушина Л.А., Сааков В.С. и др. // Физиология растений, 1974. - Т.21. - Вып.3. - С.623-629.

Воронков Н.А. Водный режим и некоторые особенности биологии основных насаждений на песках Среднего Дона: Автореф. дис. ...канд.биол.наук. - М., 1963. - 23 с.

Ганюшкина Л.Г., Музалева Л.Д. Физиологическая характеристика разновозрастной хвои ели // Третье Уральское сов. по физиологии и экологии древесных растений: Тез.докл. - Уфа, 1970. - С.67-68.

Генкель П.А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. - М., Л.: Изд-во АН СССР, 1946. - 238 с.

Генкель П.А. Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения: XII Тимирязевские чтения: - М.: Изд-во АН СССР, 1954. - 84 с.

Генкель П.А., Марголина К.А. О причинах устойчивости суккулентов к высоким температурам // Бот.ж.СССР. - 1948. - Т.33. - № 1. - С.55-62.

Генкель П.А., Баданова К.А. Значение вязкости протоплазмы в устойчивости растений к высоким и низким температурам // Физиология растений. - 1956. - Т.3. - Вып.5. - С.455-462.

Генкель П.А., Окнина Е.З. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. - М.: Наука, 1964. - 243 с.

Голомазова Г.М. Водный режим хвойных пород в период перезимовки // Физиологическая характеристика древесных пород Средней Сибири. - Красноярск, 1965. - С.86-93.

Голомазова Г.М. Водный режим и углеводный обмен сосны обыкновенной и прививок кедра сибирского в зимний период // Физиолого-биохимические особенности древесных растений Сибири. - М.: Наука, 1971. - С.85-93.

Горбюк В.М. О перезимовке некоторых хвойных в Ростовском ботаническом саду в 1968-1969 гг. // Бюлл.Гл.бот.сада, 1971 - Вып.80. - С.15-17.

Гордягин А.Я. К вопросу о зимнем испарении некоторых древесных пород // Тр.Казанск.о-ва естествоисп., 1925. - Т.50. - Вып.5. - С.1-57.

Гулидова И.В. Транспирация деревьев и трав в зоне средней тайги и ее зависимость от метеорологических условий // Тр. Ин-та леса АН СССР. - М., 1958. - Т.41. - С.111-121.

Гулидова И.В. Фотосинтез и транспирация у ели в различных экологических условиях // Тр. Ин-та леса и древесины, 1962. - Т.53. - С.97-102.

Гулисашвили В.З. Запасные вещества и их превращения в древесных породах // Физиология древесных растений. - М.: Наука, 1962. - С.179-184.

Гурский А.В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. - М., Л.: Изд-во АН СССР, 1957. - 302 с.

Дадькин В.П. Особенности поведения растений на холодных почвах. - М.: Изд-во АН СССР, 1952. - 280 с.

Десятникова Г.Н. Водный режим интродуцированных сосен и ели тянь-шаньской в Северном Тянь-Шане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Фрунзе, 1973. - 21 с.

Десятникова Г.Н. Некоторые физиологические особенности хвойных пород в высокогорных условиях Терской Ала-Тоо в связи с их интродукцией // Водный обмен в основных типах растительности СССР. - Новосибирск, 1975. - С.90-94.

Дорофеева Л.М. Изменчивость вегетативных органов сосны обыкновенной по термостойкости в годовичном цикле // Структура популяций и устойчивость растений на Урале: Тр. Ин-та экологии растений и животных. - Свердловск, 1978. - Вып. 116. - С.98-109.

Еремеев Г.Н. Некоторые физиологические показатели стойкости к засушливым условиям плодовых и других древесно-кустарниковых растений // Физиология устойчивости растений. - М., 1960. - С.473-477.

Еремеев Г.Н. Краткий обзор методов изучения засухоустойчивости форм и сортов плодовых // Физиология растений. - М.: Наука, 1966. - Т.13. - Вып. 5. - С.74-78.

Жемчужников Е.А. О солеустойчивости древесных и кустарниковых пород в связи с полезащитным лесоразведением на засоленных почвах // Тр. Лесотехн. акад. - 1950. - № 70. - С.39-69.

Жемчужников Е.А. Солеустойчивые древесные и кустарниковые породы для защитного лесоразведения // Лес и степь. - М., 1951. - С.42-47.

Зимний водный режим древесных растений в Северном Казахстане / Бабанская Н.Д., Бирюкова З.П., Маркварт В.Р., Харла-

мова Н.В. // Тр.Каз.НИИ лесного хоз-ва и агролесомелиорации. - 1978. - Т.10. - С.54-60.

И в а н о в Л.А. О водном режиме древесных пород зимой // Изв.Лесн. ин-та. - 1925. - Вып.32. - С.3-38.

И в а н о в Л.А. Об изменении транспирационной способности древесных пород в течение года в зависимости от температуры // Бот.ж. - 1941. - Т.26. - № 2-3. - С.97-109.

И в а н о в Л.А. Свет и влага в жизни древесных растений: Тимирязевские чтения. (5). - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. - 60 с.

И в а н о в Л.А. О транспирации ползающих пород в Дер-кульской степи // Тр.Ин-та леса АН СССР. - 1956. - Т.30. - С.41-69.

И в а н о в Л.А., С и л и н а А.А., Ц е л ь н и к е р Ю.Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Бот.ж., 1950. - Т.35. - № 2. - С.171-185.

К а з а р я н В.О. Физиологические основы онтогенеза растений. - Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1959. - 426 с.

К а з а р я н В.В., З а к а р я н С.О. К вопросу о реакции хвой некоторых интродуцентов к зимним условиям Ереванского ботанического сада // ДАН АрмССР, 1978. - Т.42. - № 1. - С.56-60.

К а з и м и р о в Н.И., М о р о з о в Р.М., Н о в и ц к а я Ю.Е. Экологические особенности и режим питания ели на европейском Севере // Питание древесных растений и проблема повышения продуктивности лесов. - Петрозаводск, 1972. - С.3-33.

К а л и н и ч е н к о Е.П. Некоторые изменения водного режима хвойных пород Южного Приморья при искусственном иссушении почвы // Тр.Ин-та экологии растений и животных. - Свердловск, 1968. - Вып.62. - С.133-139.

К е л л е р Б.А. Явление крайней солеустойчивости у высших растений в дикой природе и проблема приспособления // Тр.лаб. эволюции и экологии раст. Моск.бот.сада АН СССР. - 1940. - Т.1. - С.193-215.

К р а м е р П., К о з л о в с к и й Т. Физиология древесных растений. - М.:Гослесбуиздат, 1963. - 627 с.

К р у п н е н н и к о в И.А., Ш е й н ц и с О.Г. Условия произрастания можжевельника и туи на засоленных почвах морских побережий // Тр.Одесск.гидромет.ин-та. - 1959. - Вып.18. - С.59-68.

К у л а г и н Ю.З. Особенности водного режима деревьев и кустарников в связи с их зимостойкостью // Сергеев Л.И., Сергеева К.А., Мельников В.К. Морфо-физиологическая периодичность и

зимостойкость древесных растений. - Уфа, 1961. - С.211-222.

Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.И. Физиология древесных растений. - М.: Лесная промышленность, 1974. - 421 с.

Лучник З.И. Повреждения морозом и особенности возобновления почек ели и пихты // Науч. докл. Высшей школы: Биологические науки. - 1973. - № 7. - С.78-83.

Мамаев С.А., Дорофеева Л.М. К методике оценки термостойкости вегетативных органов сосны обыкновенной // Экология. - 1977. - № 3. - С.90-93.

Мамытов А.М., Ройченко Г.И. Почвенное районирование Киргизии. - Фрунзе: Изд-во АН Кирг.ССР, 1961. - 156 с.

Максимов Н.А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. - М.: Изд-во АН СССР, 1952. - Т.1. - 571 с.

Матухин Г.Р. Физиология приспособления культурных растений к засолению почв. - Ростов-на-Дону: Изд-во Ростов.ун-та, 1963. - 204 с.

Мигунова Е.А. Сравнительная оценка солевыносливости деревьев и кустарников. - Лесоведение, 1976. - № 3. - С.50-56.

Мичурин И.В. Садоводство на Севере // Избранные произведения, 1948. - С.369-374.

Молотковский Ю.Г., Жесткова И.М. О механизме защитного действия сахаров к высокой температуре // Физиология растений. - 1964. - Т.2. - Вып.2. - С.301-308.

Муратов А.А. К вопросу о транспирации некоторых интродуцированных хвойных пород в сухих субтропиках Азербайджана // Тр. Азерб.НИИ лесн.хоз-ва агролесомелиорации, 1970. - Т.9. - С.217-220.

Муратов А.А. Некоторые вопросы водного режима интродуцированных хвойных пород в условиях Карабахской равнины // Тр. Азерб.НИИ лесн.хоз-ва и агролесомелиорации, 1971. - Т.10. - С.91-102.

Мухамешин К.Д. Можжевельные леса и редколесья Тянь-Шаня и их лесохозяйственное значение: Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. - Алма-Ата, 1970. - 54 с.

Ничипорович А.А. О потере воды срезанными частями растений в процессе завядания // Журнал опытной агрономии Юго-Востока. - 1926. - Т.3. - Вып.1. - С.76-92.

Новицкая Ю.Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера. - Л.: Наука, 1971. - 117 с.

О к р о с ц в а р и д з е Т.Д. Особенности транспирации ели восточной и пихты кавказской в связи с возрастом хвоинок // Тр. Тбилисс. ин-та леса, 1971. - Т.18. - С.243-248.

О п р е д е л е н и е устойчивости растений к заморозкам /Дроздов С.Н., Курец В.К., Будыкина Н.П., Балагурова Н.И. //Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. - Л., 1976. - С.222-228.

О с е т р о в а Г.В. Годичная динамика углеводов у сосны обыкновенной в различных условиях произрастания // Метаболизм хвойных в связи с периодичностью их роста. - Красноярск, 1973. - С.68-89.

О с е т р о в а Г.В. Динамика углеводов в прикамбиальной зоне сосны обыкновенной и лиственницы сибирской в период вегетации // Обмен веществ и продуктивность хвойных. - Новосибирск, 1977. - С.31-52.

О с т а п о в и ч Л.Ф. Транспирация влаги побегами лиственных древесных пород в осенний, зимний и весенний периоды // Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 1949. - Вып.14. - С.3-5.

П а п и к я н Н.А. Особенности зимней транспирации древесных и кустарниковых растений // Изв. АН Арм. ССР, 1957. - Т.10. - № 12. - С.45-52.

П а п и к я н Н.А. Особенности водного режима некоторых древесных и кустарниковых пород в условиях полупустыни: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. - Ереван, 1958. - 19 с.

П а п и к я н Н.А. Водный режим сосны обыкновенной в условиях севанских почвогрунтов // Биол. ж. Арм. - 1966. - Т.19. - № 10 - С.51-55.

П е т и н о в Н.С., М о л о т к о в с к и й Ю.Г. Защитные реакции жароустойчивости растений при действии высоких температур // Физиология растений. - 1957. - Т.4. - Вып.3. - С.225-233.

П л е ш к о в Б.П. Практикум по биохимии растений. - М.: Колос, 1968. - 183 с.

П о д г о р н ы й Ю.К. Жаро- и засухоустойчивость некоторых южных сосен // Бюлл. Гл. бот. сада. - 1972. - Вып.86. - С.68-72.

П о р т я н к о А.Ф. Причины гибели саженцев сосны и ели в зимний период: Сб. науч. тр. /ОМСХИ. - 1974. - Т.126. - С.23-26.

Р а с к а т о в П.Б. К изучению водного режима деревьев и кустарников в зимний период в условиях лесостепи Европейской части СССР // Сов. бот. - 1939. - № 3. - С.55-65.

Р а с т о р г у е в а Е.Я. Годичная динамика водного режима некоторых древесных пород в степных районах Хакасии // Физиолого-биохимические особенности древесных растений Сибири. - М., 1971. - С.77-84.

Р и х т е р А.А. Физиологические основы устойчивости растений Юго-Востока, (1). К вопросу солеустойчивости // Журнал опытной агрономии Юго-Востока. - 1927. - Т.3. - Вып.2. - С.3-16.

Р я з а н ц е в А.В. К вопросу о методике исследования транспирации древесных пород // Тр.Молотовск.с.-х.ин-та, 1954. - Вып.14. - С.88-127.

Р я з а н ц е в А.В., К н ч а н о в а О.А. Влияние ветра на транспирацию садовых и дикорастущих древесных пород в необлиственном состоянии // Тр.Молотовск.с.-х.ин-та, 1946. - Т.10. - С.167-181.

С а ф а р о в И.С., А г а м и р о в а М.И. О перезимовке интродуцированных видов сосны на Апшероне (1971-1972 гг.) // Бюлл. Гл.бот.сада. - 1975. - Вып.97. - С.28-31.

С е р г е е в Л.И. Выносливость растений. - М.:Советская наука, 1953. - 282 с.

С и с а к я н Н.М. Биохимическая характеристика жароустойчивости растений. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. - 147 с.

С м е т а н а Н.Г., М а л а н ь и н А.Н. К вопросу о водном режиме молодняков сосны на песчаных почвах Наурзумского бора // Леса и древесные породы Северного Казахстана: Ботанические исследования. - Л., 1974. - С.108-112.

С м и р н о в И.А. Интродукция древесных пород в пустынной зоне. - Алма-Ата.: Кайнар, 1972. - 145 с.

С м и р н о в И.А. Озеленение и лесомелиорация в засушливой зоне (на примере вяза приземистого). - Алма-Ата: Кайнар, 1977. - 153 с.

С т р о г о н о в Б.П. Растения и засоленные почвы. - М.: Изд-во АН СССР, 1958. - 140 с.

С т р о г о н о в Б.П. Физиологические основы солеустойчивости растений (при разнокачественном засолении почвы). - М.: Изд-во АН СССР, 1962. - 367 с.

С т р о г о н о в Б.П., О с т а п е н к о Л.А. Альбумин листа как показатель солеустойчивости хлопчатника. - ДАН СССР, 1941. - Т.30. - № 1. - С.66-68.

Структура и функции клеток растений при засолении. (Новые подходы к изучению солеустойчивости) / Строгонов В.П., Кабанов В.В., Шевякова Н.И. и др. - М.: Наука, 1970. - 318 с.

Судачкова Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. - Новосибирск: Наука, 1977. - 230 с.

Судачкова Н.Е., Расторгуева Е.Я., Коловский Р.А. Физиология подроста кедра. Исследования в кедровнике Западного Саяна. - М.: Наука, 1967. - 124 с.

Тарчевский И.А. Фотосинтез и засуха. - Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1964. - 198 с.

Тарчевский И.А. Изменения фотосинтетического метаболизма углерода как приспособительная реакция // Проблемы современной ботаники. - М.; Л., 1965. - С. 148-150.

Терешин Ю.А. Факторы среды и транспирация древесных растений в молодых лесах Ильменского заповедника // Тр. Ин-та экологии растений и животных Уральского ФАН СССР, 1968а. - Вып. 62. С. 123-132.

Терешин Ю.А. Особенности водного режима и роста сосны и березы в различных типах Ильменского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Свердловск, 1968б. - 41 с.

Томан Я. Водный режим и рост саженцев сосны крымской и пицундской в культурах южного склона Южного хребта Маркотха: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Л., 1965. - 18 с.

Трошин А.С. Проблема клеточной проницаемости. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. - 474 с.

Туманов И.И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. - М.: Сельхозгиз, 1940.

Туманов И.И., Красавцев О.А. Морозостойкость древесных растений // Физиология растений. - 1955. - Т. 2. - Вып. 4. - С. 320-333.

Туманов И.И., Красавцев О.А. Влияние быстрого оттаивания на выживание нитрифицированных клеток и закаленных северных древесных растений // Физиология растений. - 1962а. - Т. 9. - Вып. 5. - С. 595-606.

Туманов И.И., Красавцев О.А. Изучение механизма отмирания растений при быстром их оттаивании // Физиология растений. - 1962б. - Т. 9. - Вып. 6. - С. 718-729.

Уваров Ю.П. Динамика содержания углеводов в хвое высших эвотипов ели Шренка // Вестн. с.-х. науки Казахстана. -

1969. - № 12. - С.59-63.

У до вен ко Г.В., Се му ши на Л.А. Продуктивность, накопление солей и водноосмотические свойства растений при чистом и смешанном засолении почв. - Агрохимия. - 1970. - № 11. - С.90-101.

У до вен ко Г.В., Ха зо ва Г.В., На сти но - ва Г.Э. Изменение интенсивности и энергетической активности дыхания у разных по солеустойчивости растений в условиях засоления // Физиология растений. - 1972. - Т.19. - Вып.4. - С.798-806.

Х ле б ни ко ва Н.А. О жаростойкости растений // Изв. АН СССР. - Сер.матем.и естеств.наук. - 1932. - № 8. - С.1127-1146.

Х ле б ни ко ва Н.А. Химическая природа стойкости растительного организма к воздействию температурного фактора //Тр. Ин-та физиол.раст. АН СССР. - 1937. - Т.1. - Вып.2. - С.93-110.

Х ле б ни ко ва Н.А., Ги р с Г.И., Ко лов ский Р.А. Физиологическая характеристика хвойных растений Сибири в зимний период // Тр.Ин-та леса и древесины. - 1963. - Т.60. - С.5-16.

Ц е л ь н и к е р Ю.Л. Скорость потери воды изолированными листьями древесных пород и устойчивость их к обезвоживанию //Тр. Ин-та леса АН СССР, 1955. - Т.27. - С.6-28.

Ч е ш е л ь Е.Я. Водный режим и устойчивость древесных пород в искусственных насаждениях степной части Хакасии: Автореф. дис. ... канд.биол.наук. - Красноярск, 1975. - 23 с.

Ч у ба ря н Т.Г., Ке во р ко ва Л.В. К характеристике водного режима у хвойных интродуцентов // Бот.бот.сада АН АрмССР. - 1965. - № 20. - С.5-17.

Ша х о в А.А. Солеустойчивость растений. - М.: Изд-во АН СССР, 1956. - 552 с.

I s o t o p e n s t u d i e n über den Einfluss der Jahreszeit auf den Oligosacharidumsatz bei Conifern /M. Senser, P. Dittich, O. Kandler u.a. - Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1971. - Bd. 84. - N 7/8. - S. 445-455.

J o h n s o n V.J. Seasonal Fluctuation in Moisture Content of Pine Foliage.- V.J. Johnson. Forest Service. U.S. Dep. of Agriculture. St. Paul. Minn., 1966.- 4 p.

N e i s h A.C. Seasonal changes in metabolism of spruce leaves.- Canad. J. Bot., 1958.- Vol. 36.- N 3.- P. 649-662.

N e u w i r t h G. Bestandesstruktur, Stoffproduktion und Stoffbilanz eines 35-jährigen Kiefernbestandes. /Archiv naturschutz Landschaftsforsch.- 1972.- Bd 12.- H. 2.- Berlin.- S. 101-120.

N i w i n s k i Z., Z e l a w s k i W. Sezonowe zmiany zawartości wody "wolnej" i "związanej" w igliwin sosny zwyczajnej (*Pinus silvestris* L.).- Lesnictwo, 1968.- Z. 10.- C. 31-40.

P i s e k A. a. L a r c h e r W. Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Froshärte bei Immergrünen.- In: Protoplasma, 1954.- N 44.- S. 30-46.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА I. РАЙОН, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	10
ГЛАВА II. ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ УСТОЙ- ЧИВОСТЬЮ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ УСЛОВИЯМ.....	16
Динамика оводненности хвои.....	16
Водоудерживающая способность хвои.....	21
Пороговый уровень обезвоживания хвои.....	27
Интенсивность транспирации в летний период.....	36
Интенсивность транспирации в зимний период.....	43
ГЛАВА III. ЗИМОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ.....	49
ГЛАВА IV. ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ.....	55
ГЛАВА V. СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ.....	58
ГЛАВА VI. УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН.....	66
ЛИТЕРАТУРА.....	72

Водянова Софья Рамазановна

УСТОЙЧИВОСТЬ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ
В УСЛОВИЯХ ЧУЙСКОЙ ДОЛИНЫ

Редактор издательства Н.Г.Городенция
Обложка художника Н.А.Кожегуловой
Технический редактор Э.К.Гаврина

ИБ № 1655

Подписано к печати 22.02.89. Д-00053.
Формат 60х84 1/16. Блннаборная печать.
Бумага писчая. Объем 5,75 п.л., 5,3 уч.-изд.л.,
5,88 ус.кр.отт. Тираж 300 экз. Заказ 55.
Цена 80 коп.

Издательство "Илим",
720071, Фрунзе, Ленинский проспект, 265 а

Типография АН КиргССР,
720001, Фрунзе, ул. Пушкина, 144