

*М. А. Проскуряков*



**БИОЛОГИЯ  
ЦВЕТЕНИЯ  
И ПЛОДОНОШЕНИЯ**

**ЕЛИ ТЯНЬ-ШАНСКОЙ**

АЛМА-АТИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ЗАПОВЕДНИК

М. А. ПРОСКУРЯКОВ,  
кандидат сельскохозяйственных наук

БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ  
И ПЛОДОНОШЕНИЯ  
ЕЛИ ТЯНЬ-ШАНСКОЙ  
*(в связи с вопросами  
семеноводства и селекции)*

ИЗДАТЕЛЬСТВО «КАЙНАР»

Алма-Ата — 1965

*В настоящей работе излагаются результаты пятилетних исследований основных особенностей биологии цветения и плодоношения ели тянь-шанской: фено-экологии развития, роста и физиологии генеративных органов, а также влияния факторов среды и минерального питания на цветение и плодоношение.*

*Удачное сочетание лесоводственного и физиологического методов изучения позволили автору завершить работу в направлении, имеющем не только научное, но и практическое значение. Наиболее важным мы считаем анализ обсеменения лесосек и опыления семенников с точки зрения биологии цветения и плодоношения, методические приемы селекционной работы с елью тянь-шанской, принципиально новый метод прогноза семеношения деревьев на год вперед путем анализа коррелятивной зависимости между содержанием питательных элементов в хвое и количеством закладываемых цветочных почек, а также эффективный способ стимуляции плодоношения деревьев изменением температурного режима существования.*

**А. И. ФЕДОРОВ**, доктор сельскохозяйственных наук, заслуженный деятель науки КазССР.

## ВВЕДЕНИЕ

Горные леса Северного Тянь-Шаня представлены в Казахстане еловыми насаждениями по северным склонам Заилийского Алатау, Кунгей Алатау, Кетменского и Нарынского хребтов и Джунгарского Алатау. Главной породой этих горных лесов является ель тянь-шанская, или Шренка (*Picea Schrenkiana F. et M.*).

В истории изучения ели тянь-шанской намечались три основных этапа, тесно связанных с характером ее использования в народном хозяйстве. Начало этих этапов ориентировочно может быть отнесено к следующим годам: первый — к 1840 году, второй — к 1950 году и третий — к 1959 году. Деление по этапам изучения в известной степени условно, так как некоторые вопросы тематики преходящи. Однако этот прием позволяет облегчить диалектический анализ истории и задач изучения ели тянь-шанской.

Содержание работ середины девятнадцатого и начала двадцатого века обуславливалось главным образом необходимостью ознакомиться с породой и найти рациональные пути ее хозяйственного использования.

Наряду с описанием морфологии, экологии, систематического положения и происхождения ели тянь-шанской (Деревья и кустарники СССР, 1949; Коровин Е. П., 1934; Михельсон А. И., 1913; Павлов Н. В., 1948; Попов М. Г., 1940; Сукачев В. Н., 1934 и др.), основным направлением изучения является разработка правильной типологии леса (Битрих А. А., 1936; Быков Б. А., 1950; Дзенс-Литовская Н. И., 1933; Родин Л. Е., 1934; Серебряков И. Г., 1945). Основоположником

современной типологии леса ели тянь-шанской следует считать Дзенс-Литовскую. Предложенные ею названия типов леса и принцип их выделения после некоторой доработки Битрихом А. А. и унификации лесоустроителями получили широкое распространение.

В полном описании существующей типологии, по-видимому, нет необходимости, так как она достаточно подробно охарактеризована в работах Битриха А. А. (1936), Быкова Б. А. (1950), Гурикова Д. Е. (1960) и др. Из всех типов леса ельник мохово-травяной, занимая 70% лесной площади, включает в себя основные хозяйственно ценные насаждения. Именно это обстоятельство явилось причиной выбора насаждений мохово-травяного типа леса в качестве основного объекта исследования в данной работе.

На первом этапе изучения ели тянь-шанской, наряду с разработкой ее типологии, были собраны капитальные сведения о природных условиях гор Тянь-Шаня. Сведения об экологии ели тянь-шанской можно встретить в работах Аболина Р. И. (1930); Дзенс-Литовской Е. Н. (1934); Костенко Л. Ф. (1880); Краснова А. Н. (1888); Липского В. И. (1906); Михельсона А. И. (1913); Надежина А. М. (1930); Пржевальского Н. М. (1887); Пташицкого М. И. (1919); Родина Л. Е. (1933, 1934); Рожевица Р. Ю. (1908); Сапожникова В. В. (1914); Семенова П. П. (1867); Федченко Б. А. (1925); Шнитникова В. Н. (1914, цит. по Рубаник В. Г., 1954), а также в более поздних работах — Битриха А. А. (1936); Быкова Б. А. (1950); Гурикова Д. Е. (1960); Попова М. Г. (1940); Серебрякова И. Г. (1945); в отчетах лесоустроительных партий и других источниках.

По данным метеорологических станций, климат елового пояса изучаемого нами района континентален, но характеризуется большим разнообразием, связанным с горным характером местности.

С подъемом в горы на каждые сто метров средняя температура воздуха в летний период убывает на  $0,71^{\circ}$ . В зимнее время наблюдается температурная инверсия порядка  $0,36^{\circ}$  на каждые сто метров подъема. Продолжительность безморозного периода от начала елового пояса до его верхнего предела колеблется в среднем от 150 до 70 дней.

Среднегодовое количество осадков составляет в среднем 888 миллиметров.

Скорость ветров обычно не превышает 1—3 метров в секунду, но иногда бывают порывы ветра большой силы.

Под еловыми насаждениями встречаются темноцветные горнолесные суглинистые почвы, отличающиеся большим содержанием органического вещества, оторфованностью верхней части гумусового горизонта и большой мощностью гумусового слоя. От подошвы к вершинам склонов мощность почвенного горизонта и содержание гумуса под оторфованным горизонтом уменьшается, а каменистость структуры возрастает.

Кустарниковые степи на высоте 1 800—1 900 метров на склонах северных экспозиций сменяются чистыми еловыми насаждениями, которые распространяются до 2 700—2 800 метров над уровнем моря. Склоны южных экспозиций заняты кустарниковой степью и горными лугами.

Более детальные сведения, касающиеся экологических условий на подопытных участках, будут приведены в ходе изложения материала.

На втором этапе изучения ели тянь-шанской (с середины XX века) тематика научных работ направлена главным образом на разрешение вопроса возобновления этой породы, так как занятая ею площадь вследствие неправильно применяемых рубок стала катастрофически сокращаться. Появились работы, посвященные вопросам анализа плодоношения ели тянь-шанской, ее естественного возобновления, способам рубок (Березюк И. Е., 1959; Гуриков Д. Е., 1959—1960; Данилик В. Н., 1958; Печенкина О. Н., 1957; 1960; 1960б; Протопопов Г. Ф., 1954; Ратьковский С. П., 1952. Решение Второго республиканского совещания работников лесного хозяйства Казахской ССР, 1961; Ролдугин И. И., 1960, и др.).

С 1959 года в изучении ели тянь-шанской появляется новое, весьма своевременное и перспективное направление, характеризующееся началом разработки научных основ селекции и семеноводства этой породы. Девиз передовой мичуринской науки — нам нечего ждать милостей от природы: взять их у нее — наша задача — отражает главную сущность научных работ этого этапа.

Впервые задача селекции ели тянь-шанской в Казахстане была поставлена в 1959 году на научной конференции лесоводов Казахского сельскохозяйственного института (Федоров А. И., 1959), а затем пропагандировалась в печати (Альбенский А. В., 1959, Федоров А. И., 1960, и др.). В изучении

ели тянь-шанской определенную роль должно сыграть постановление ЦК КПСС и Совета Министров СССР от 26 января 1963 года «О мерах по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой».

В связи с задачей селекции и семеноводства ели тянь-шанской появилась острая необходимость в изучении ее биологии цветения и плодоношения.

Некоторые сведения по биологии цветения и плодоношения ели тянь-шанской можно встретить в ряде работ, опубликованных за последние 20 лет.

Первая специальная работа, посвященная вопросу плодоношения ели тянь-шанской, была опубликована в 1954 году Протопоповым Г. Ф. В ней приводятся результаты анализов всхожести семян по срокам сбора, нормы выхода семян из шишек, рекомендации по сбору семян. Наряду с этим можно встретить отрывочные данные о возрасте плодоносящих деревьев и периодичности урожая.

В дальнейшем вопросом плодоношения ели тянь-шанской занимались Березюк И. Е. (1959), Гуриков Д. Е. (1960б) и Котелова Н. В. (1958).

Котеловой Н. В. предложен способ прогнозирования урожая на год вперед путем подсчета закладываемых репродуктивных почек. Сущность способа сводится к подсчету женских генеративных почек, приходящихся на один погонный метр ветви среднего модельного дерева.

Работа Березюка И. Е. посвящена вопросам распространения семян от стен леса и влиянию погодного фактора на динамику опадения семян.

Наиболее полные сведения по плодоношению ели тянь-шанской представлены Гуриковым Д. Е. (1960а, 1960б). Он освещает вопросы качества семян: семенников, по срокам сбора, по годам с различной интенсивностью плодоношения и по типам леса.

О биологии цветения ели тянь-шанской наши знания еще более скудны. Некоторые сведения о фенологических явлениях могут быть почерпнуты из работ Гурикова Д. Е. (1960), Рубаник В. Г. (1954), Серебрякова И. Г. (1945). Даже такой фундаментальный труд, как «Деревья и кустарники СССР» (1949), совершенно не касается вопросов биологии цветения ели тянь-шанской, ограничиваясь лишь беглым и, вместе с тем, далеко не точным описанием побегов, почек и шишек.

Обобщая основные, известные из литературы сведения, касающиеся биологии цветения и плодоношения ели тьянь-шанской, необходимо отметить следующее.

Женские шишки у ели закладываются в верхушечных почках боковых побегов, обычно в верхней части кроны. Образование репродуктивных органов происходит летом в год, предшествующий цветению (по Котеловой Н. В., 1958).

Медленный рост ели тьянь-шанской определяет и позднее плодоношение. На открытых местах в условиях наилучшего роста ель тьянь-шанская начинает плодоносить в 30—40 лет (Серебряков И. Г., 1945, Гуриков Д. Е., 1960а). В смешанных насаждениях плодоношение начинается с 35—45 лет (Серебряков И. Г.), а в чистых насаждениях — с 60—80 лет (Гуриков Д. Е.) и продолжается до глубокой старости, 300—400 лет.

Плодоносит ель тьянь-шанская ежегодно, хотя урожайные годы повторяются через пять лет (Серебряков И. Г.).

Цветение ели проходит в мае. Семена созревают через 90—100 дней после оплодотворения и осыпаются в конце вегетационного периода (Гуриков Д. Е., Протопопов Г. Ф., Рубаник В. Г., Серебряков И. Г.). Для созревания семян на абсолютной высоте 1400 метров требуется 90 дней, а на высоте 2650 метров — более ста дней (Серебряков И. Г.).

Урожай семян уменьшается с поднятием в верхний еловый пояс. Большую часть урожая дают деревья II и III классов Крафта. Первыми опадают наиболее качественные семена.

В семенные годы качество семян выше, чем в слабоурожайные (Гуриков Д. Е.).

Таким образом, анализ литературных сведений показывает, что главным объектом изучения была внешняя сторона цветения и плодоношения. Применяемая методика сводилась к изучению фенологии, таксационных показателей и использованию общепринятых способов учета плодоношения. Несомненно, эти результаты исследований и их методы соответствовали задачам и требованиям, которые перед ними ставились и сыграли определенную роль в познании биологических свойств ели тьянь-шанской. Однако для дальнейшего развития селекции и совершенствования методов лесоводственной практики в еловых хозяйствах Казахстана требуется более глубокое изучение биологических свойств породы. Необходимы знания на грани двух таких наук, как лесоводство и физиология. Этот путь изучения позволит дать правильную оценку явлениям



цветения и плодоношения, приблизиться к пониманию их сущности, наметить пути управления этими процессами. На основе полученных знаний можно будет приступить к научно обоснованной селекции и семеноводству, используя все современные достижения биологической науки.

В основу методики работы автором положен принцип лесоводственно-физиологического подхода к изучаемым явлениям.

Исследования проводились в лесах восточной части хребта Кунгей Алатау (Тау-Чиликская лесная дача Тау-Чиликского лесхоза) и восточной части хребта Заилийского Алатау (Табан-Карагайская лесная дача Алма-Атинского заповедника). Работа выполнялась с 1959 по 1963 год.

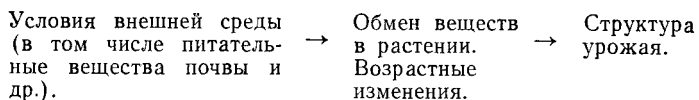
## **ЦВЕТЕНИЕ И ПЛОДОНОШЕНИЕ ДЕРЕВЬЕВ ЕЛИ В СВЯЗИ С МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ**

Развитие — это все процессы качественных превращений, которые претерпевает растение от зиготы до естественного отмирания. За этот период происходят глубокие изменения состояния организма, протекающие в закономерной последовательности. Завершением определенных качественных изменений в растении, характеризующих рост и развитие, является переход к цветению и плодоношению.

Исследованиям характера причин, обуславливающих рост и развитие генеративных органов растений, посвящен ряд работ советских и зарубежных авторов. Существует представление, что рост и развитие древесных пород находятся в зависимости от метеорологических факторов (Белецкий И. В., 1961; Вилакайнен М. И., 1962; Келлер Б. А., 1948; Кобранов Н. П., 1922; Курдиани С., 1914; Максимов Н. А., 1929; Пилипенко Н. Н., 1953; Ро Л. М., 1929; Тольский А. П., 1936; Шредер Р. Р., 1937, и многие другие). Однако единого мнения о характере этой зависимости не имеется. Некоторые авторы сходятся на том, что рост и развитие генеративных органов зависит от состояния погоды осенью предыдущего года в период заложения почек (Тольский А. П., 1913). Другие авторы считают, что главная роль принадлежит погоде не в период заложения почек, а в период предшествующих ему месяцев, когда наблюдается рост генеративных побегов, на которых впоследствии закладываются эти почки (Иванов Л. А., 1931;

Максимов Н. Н., 1949; Молчанов А. А., 1961; Пилипенко Н. Н., 1935; Потапенко Я. И. и Захарова Е. И., 1940). Наконец, можно встретить работы, где, наряду с изложением прежних выводов, появляется утверждение о том, что в рассматриваемом процессе находит отражение также и характер плодоношения, его частота и обилие (Некрасова Т. П., 1960, 1962; Усков С. П., 1962).

Одно из основных биологических отличий древесных растений от травянистых заключается в сложности их организации и продолжительности течения онтогенеза. Поэтому нельзя не согласиться с указаниями Е. Г. Мининой (1954) на то, что условия внешней среды для древесных пород имеют несравнимо большее значение, чем для травянистых, так как за продолжительный отрезок времени развития плодоносящих органов происходят значительные изменения не только в питательном режиме, но и в погодных условиях. Конкретизируя идеи Сабинина Д. А. о процессе формирования структуры урожая, Б. Г. Минина предлагает следующую схему:



Из схемы видно, что заложение и развитие каждого из элементов структуры урожая обусловлено обменом веществ в живых тканях и течением в них возрастных изменений, что в свою очередь зависит от условий внешней среды.

Подтверждение вышеизложенных выводов в отношении древесных пород можно найти в работах Данилова Д. Н. (1952), Кедрова Т. Б. (1961), Новикова В. А. (1961), Раскатова П. Б. (1958, 1946); Юновидова А. П. (1951) и др.

Обзор последних литературных источников, касающихся влияния факторов среды на цветение и плодоношение ели тянь-шанской, говорит о слабой изученности этого вопроса, именно поэтому он вошел в программу нашей работы. При анализе результатов исследования особое внимание мы уделяли тем элементам формирования урожая, которые приведены в схеме. Разнообразие экологических условий существования насаждений ели тянь-шанской в значительной степени облегчает выполнение поставленной задачи.

## ФЕНОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

Стационарные фенологические наблюдения проводились в насаждениях типа леса ельник мохово-травяной, в среднем высотном поясе гор (2 100 метров над уровнем моря). Помимо многолетних фенологических наблюдений в среднем высотном поясе, изучалось смещение фенологических фаз развития генеративных органов деревьев верхнего пояса гор (2 600 метров над уровнем моря) относительно среднего. Такая постановка исследований позволила выявить зависимость времени наступления и продолжительности фенофаз от погодно-климатических факторов.

Результаты фенологических наблюдений для среднего и верхнего высотных поясов растительности приведены в таблице 1.

За окончание фазы плодоношения в таблице 1 условно принят день, когда шишки на деревьях закончили рост в длину. Это не дает истинного представления о времени окончания фазы плодоношения, но позволяет объективно сравнивать интенсивность данного процесса по высотным поясам.

Как видно из таблицы 1, время наступления фенологических фаз развития генеративных органов ели тянь-шанской зависит от температурного фактора. Вегетация начинается при довольно низких температурах (средняя температура суток  $7,1-8,7^{\circ}$ ). При этом независимо от того, в каком высотном поясе растут деревья, в фазу бутонизации оказывается необходимым набор определенной суммы температур, измеряемой в пределах  $261,7^{\circ}-223,6^{\circ}$  (табл. 1).

В 1962 году деревьям верхнего пояса для набора этой суммы температур понадобилось 18 дней, а деревьям среднего пояса всего семь дней, что объясняется более высокой средне-суточной температурой в среднем поясе. Если температурный фактор не обеспечен, как это имеет место в самой верхней границе существования ели (2 800 метров над уровнем моря), то в онтогенезе деревьев фаза цветения выпадает. Подобное явление отмечено и для других древесных пород (Юркевич И. Д., Парфенов В. И., 1960; Белецкий И. Б., 1961).

Фаза цветения дерева наступает вслед за фазой бутонизации. В этой фазе температурный фактор уже не играет решающей роли, хотя по-прежнему необходим. Как видно из таблицы 1, в фазу цветения деревья среднего высотного пояса

Таблица 1

Фенофазы у деревьев и изменение среднесуточной температуры воздуха по высотным поясам (1962 г.)

Местоположение деревьев по высотным поясам	Характеристика фенофаз развития	Календарные сроки и показатели факторов среды по фенофазам развития			
		вегетативная	бутонизация	цветение	плодоношение
Деревья расположены на высоте 2100 м над ур. м.	Даты	27/IV 18/V	18/V 25/V	25/V 15/VI	15/VI 20/VII
	Продолжительность фазы в днях	21	7	21	35
	Среднесуточная температура воздуха в °С	+8,7	+11,3	+11,4	+13,2
	Сумма температур за период развития	182,5°	261,7°	501,2°	963,2°
Деревья расположены на высоте 2600 м над ур. м.	Даты	17/V 28/V	28/V 15/VI	15/VI 25/VI	25/VI 14/VIII
	Продолжительность фазы в днях	11	18	10	50
	Среднесуточная температура воздуха в °С	+7,1	+8,1	+9,1	+10,9
	Сумма температур за период развития	78,1°	223,6°	314,6°	859,6°

набрали сумму температур 501,2°, а верхнего высотного пояса — 314,6°. Разница значительная. Однако для верхнего пояса сумма температур в 314,6° оказалась достаточной. В чем же дело? Сравним феноспектр развития генеративных органов и графические данные изменения количества выпавших осадков (в мм) за период вегетации (рис. 1). Для деревьев среднего пояса фаза цветения началась 25 мая: откры-

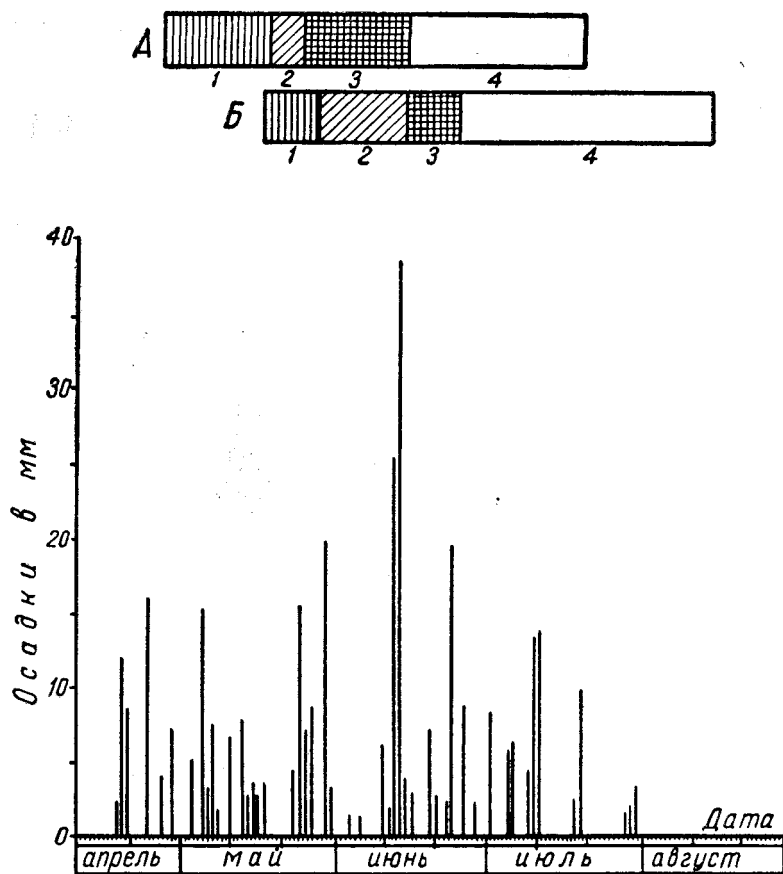


Рис. 1. Феноспектры по высотным поясам и изменение количества выпавших осадков в 1962 году:

А — средний пояс (2 200 м а. в.); Б — верхний пояс (2 600 м а. в.); 1 — фаза вегетации; 2 — фаза бутонизации; 3 — фаза цветения; 4 — фаза плодоношения.

лись первые цветочные почки и началось пыление. Затем установилась дождливая погода, которая помешала пылению мужских колосков, хотя пыльца и созрела. Массовый лёт пыльцы оказался возможным лишь после периода дождей

(с 31 мая), когда пыльники подсохли. Для прохождения фазы цветения в среднем поясе гор понадобился 21 день. Таким образом, не температура, которая ко времени цветения установилась довольно высокая, а большая влажность воздуха и дожди, задержавшие раскрытие пыльников, являлись ведущими факторами в период цветения. Это подтверждается характером фазы цветения деревьев верхнего пояса гор, где бутонизация окончилась значительно позднее (15/VI) и цветение проходило в сравнительно сухой период (с 15/VI по 25/VI). Поэтому фаза цветения деревьев верхнего пояса нормально закончилась за десять дней, несмотря на более низкую сумму температур, чем в среднем поясе гор.

Фаза плодоношения у деревьев верхнего пояса ельников значительно продолжительнее, нежели у деревьев среднего пояса (табл. 1). В этом случае опять основную регулирующую роль играет температурный фактор.

Обобщая сказанное, можно видеть, что температурный фактор имеет значение для всех фенологических фаз развития ели тьянь-шанской. Это ясно из сравнения времени наступления и продолжительности фенофаз верхнего и среднего высотных поясов. Кроме того, необходимо отметить, что в фазе цветения как продолжительность, так и результат могут значительно варьировать в зависимости от частоты и интенсивности выпадающих осадков.

Для практических целей особенно важна характеристика фенофаз ели тьянь-шанской по годам, отличающимся погодными условиями. Феноспектры фаз бутонизации и цветения за 1959, 1961, 1962 и 1963 годы изучения представлены на рисунке 2.

Для нормального завершения бутонизации достаточно 6 дней, для фазы цветения — 10 дней. Если проанализировать динамику выпадения осадков и продолжительность фенологических фаз деревьев ели по годам, можно еще раз убедиться, что дожди оказывают непосредственное влияние на продолжительность фазы цветения и косвенное — на остальные фазы. Выражение «косвенное влияние» употреблено здесь в том смысле, что в период дождей, как следствие, наблюдается снижение температуры воздуха и почвы, которое тем продолжительнее, чем продолжительнее осадки. В силу указанных причин в сухой 1961 год цветение закончилось в предельно короткий срок (10 дней), а в 1959, 1963 и особенно

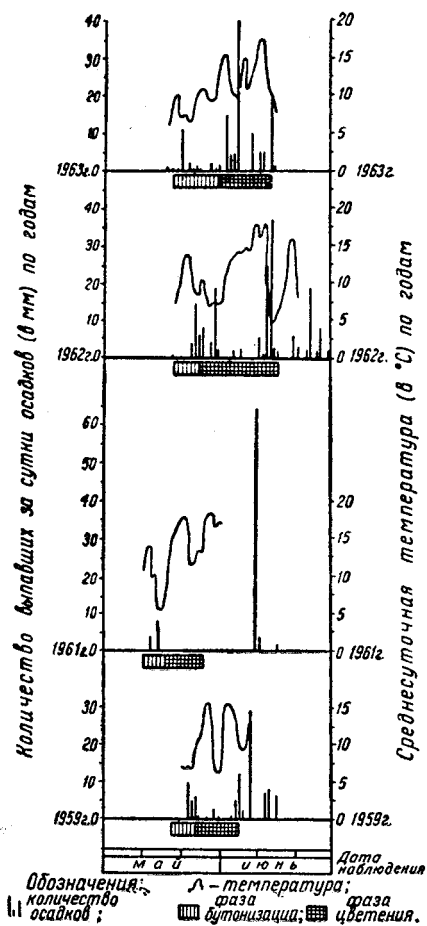


Рис. 2. Продолжительность фаз бутонизации и цветения по годам в зависимости от температуры и осадков.

в 1962 году оно затянулось соответственно до 12—21 дня (рис. 1). Это явление связано с нарушением процесса пыления, потому что пыльца вследствие увлажнения пыльников удерживается на дереве.

Так же, как температура и влажность, исключительно важным фактором для процесса цветения деревьев является наличие ветра. Ветер играет главную роль в распространении пыльцы. Этому вопросу посвящены специальные исследования в разделе о пыльце.

Календарное время наступления фаз по годам может быть разным в зависимости от особенностей каждого года. Например, в 1961 году весна была очень ранняя и цветение закончилось к 26 мая, тогда как в 1959 и 1962 годах в это время оно только началось. Как правило, фаза бутонизации протекает во второй и третьей декадах мая, а фаза цветения — в конце третьей декады мая — первой декаде июня.

В заключение необходимо отметить, что индивидуальные сроки наступления

фенофаз генеративных органов отдельных деревьев ели тыншанской варьируют в зависимости от типа леса, экспозиции склона, положения дерева внутри насаждения, морфологического адреса генеративных почек по протяжению кроны и осо-

бенностей деревьев. На хорошо прогреваемых южных опушках деревья зацветают раньше, а во впадинах и глубоких ущельях — позже. Генеративные почки южных экспозиций вверх кроны, в большей степени подвергающиеся радиации, цветут раньше, чем расположенные на северных экспозициях или снизу кроны. Насаждения мохово-травяного и долинного типов леса зацветают раньше, нежели насаждения типов леса ельник арчовый и горно-полянны, что объясняется понижением температуры с увеличением высоты местоположения.

Наряду с влиянием погодных факторов, определенный практический и теоретический интерес представляют наследственно обусловленные ранние и поздние формы ели тянь-шанской.

В литературе имеются описания рано- и позднезрелых форм ели обыкновенной, сибирской, европейской и др., отличающихся окраской молодых шишек: *var. erythrocarpa* и *var. chloocarpa* (Альбенский А. В., 1959; Деревья и кустарники СССР, 1949; Генсирук С. А., 1957; Енеску В., 1954; Сукачев В. Н., 1934; Ткаченко М. Е., 1955; Тюбеф, 1902, и др.), наличие которых отмечено и для ели тянь-шанской (Быков Б. А., 1950; Гуриков Д. Е., 1960; Рубаник В. Г., 1954; Федоров А. И., 1959, и др.). Однако пока еще нет единого мнения о возможности отождествления зеленошишечной формы с позднезрелой, а красношишечной — с рано-зрелой формой, и наоборот. Одни авторы утверждают, что форма с зелеными шишками является более поздней по отношению к форме с красными шишками (Альбенский А. В., 1959). В других случаях можно видеть обратное утверждение (Юркевич И. Д., 1958). Наконец, встречаются исследования, вообще отрицающие какую-либо фенологическую разницу в поведении деревьев с различной окраской шишек (Панин В. А., 1962). Многолетние наблюдения, проведенные по программе данной работы, позволяют утверждать, что в случае совместного произрастания деревьев ели тянь-шанской ранней и поздней форм не характеризуются определенной окраской молодых шишек. Но фенологические формы все же существуют. Автором были найдены деревья, у которых разница в наступлении фенологических фаз развития достигает 1,5—2 недель. Тем не менее какого-либо морфологического отличия между деревьями таких форм замечено не



было. Вид генеративных органов ели тянь-шанской в целом и на продольном разрезе показан по фазам развития в специальном атласе (Атлас морфологии генеративных органов ели тянь-шанской, рис. 1—13). Для масштаба на фотоснимках имеются изображения линейки или миллиметровой бумаги.

Изучение цикла изменения морфологии генеративных органов по фенофазам развития правильнее начать с генеративных побегов. На примере 1962 года (рис. 3) можно видеть, как будут расти генеративные почки и побеги при одинаковых погодных условиях. Наиболее интенсивный рост почек, из которых образуются генеративные побеги, начинается с первой декады июня. К концу третьей декады рост замедляется. В этот период наблюдается закладка генеративных почек

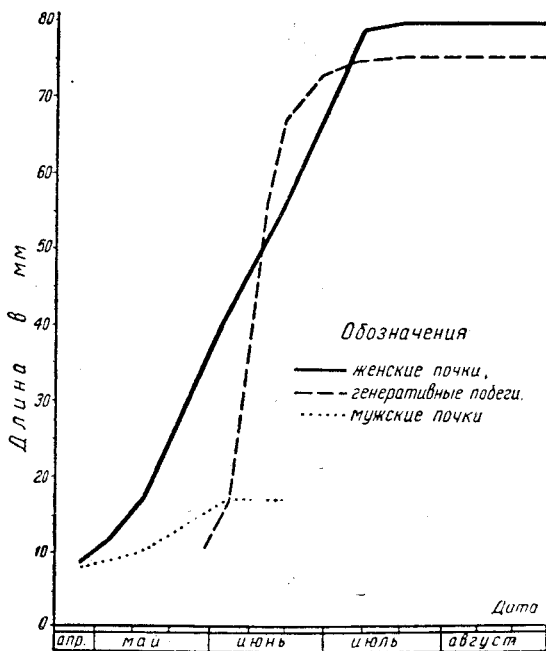


Рис. 3. Ход роста генеративных почек и побегов ели тянь-шанской (1962 г.).

будущего года, которая продолжается до конца второй декады июля. Наличие определенной зависимости между окончанием роста побегов и началом дифференциации плодовых почек отмечено также Пилипенко Н. Н. (1953) для яблони. Вначале генеративные почки ничем не отличаются от обычных ростовых, но через 7—8 дней они дифференцируются, становятся заметными кроющие чешуйки, пыльцевые мешки, семяпочки и другие органы. В конце июля рост и развитие замедляются. Генеративные почки готовятся к зиме. Осенью (август, сентябрь) они выглядят крупнее ростовых. Внутреннее строение хорошо различается даже невооруженным глазом.

Структура весенних почек такая же, как и осенних, только они крупнее размером. Мужские почки бывают в большом количестве (в урожайные годы) собраны у основания и конца молодых побегов. В ранневесенний период защищающие чешуйки мужских почек более глянцевицы, чем у ростовых, а сами почки имеют яйцевидную форму. На продольном срезе прекрасно видны сочные, прозрачные пыльцевые мешки. Пыльцевых зерен еще не заметно (Атлас, рис. 1—3). Женские почки отличаются от верхушечных ростовых почек по внешнему виду. Они имеют более крупные защищающие чешуйки у основания почки и большие размеры в целом. На продольном разрезе хорошо различимы плодущие чешуйки и семяпочки овальной формы (Атлас, рис. 1—3).

После зимнего «покоя», в апреле и мае генеративные почки начинают активно расти (рис. 3) и развиваться. Дальнейшая дифференциация строения обуславливается созреванием пыльца, семяпочек и их готовностью к фазе цветения. Пыльца и ее семяпочки становятся вполне зрелыми. Пыльцевые мешки, наполненные пыльцевыми зернами, теряют прозрачность. Плодущие чешуйки женских шишек раскрыты. Защищающие чешуйки опадают. В этот период (конец мая — начало июня) генеративные органы представляют собой прекрасный материал для изучения строения зрелых семяпочек и пыльца.

Пыльники (микроспорангии) ели соединены в мужские колоски, посредине мужского колоска находится ось, к которой крепятся пыльники. Полость пыльника заполнена пыльцевыми зернами — микроспорами (Атлас, рис. 6—7). К каждому пыльнику от оси отходит ответвление сосудистого пучка.

Пыльцевое зерно имеет две оболочки: внешнюю — экзину и внутреннюю — интину. Выростами экзины объясняется наличие на пыльце двух воздушных мешков, благодаря которым пыльца легко разносится ветром. Содержимое микроспоры состоит из мелкозернистой протоплазмы, крупного ядра и генеративной клетки.

Женские шишки так же, как и мужские колоски имеют ось, на которой спирально расположены плодущие чешуйки. На верхней стороне плодущих чешуек располагаются семязпочки в виде мелких беловатых зернышек. Каждая плодущая чешуйка помещается в пазухе кроющей чешуйки, меньшей по размеру (Атлас, рис. 6—7).

Общее очертание семязпочки — овальное. В середине ее находится эндосперм (женский заросток), в верхней части — один-два архегония (яйцеклетки). Снаружи от эндосперма располагаются nucellus и интегумент (покров). Вверху nucellus состоит из рыхлой ткани, в которой прорастает пыльцевая трубка при опылении. Интегумент покрывает nucellus со всех сторон, но сверху остается небольшой проход — микропиле (семявход). Через него пыльца при опылении попадает на верхние ткани nucellus (рис. 4).

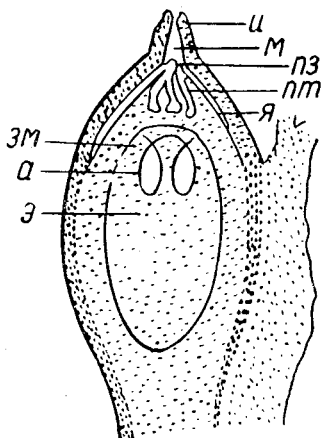


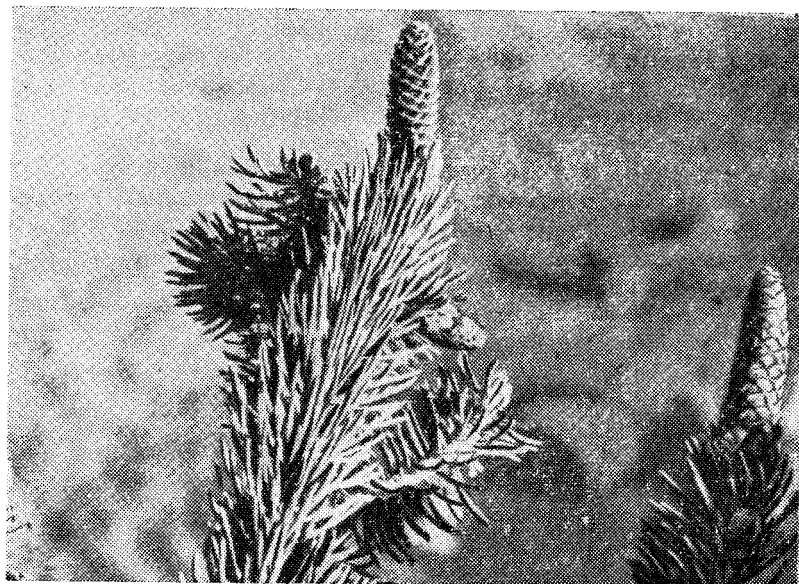
Рис. 4. Схема строения семязпочки голосемянных:

и — интегумент, м — микропиле, пз — пыльцевые зерна, пт — пыльцевые трубки, я — ядро семязпочки, зм — зародышевый мешок, а — архегонии, э — эндосперм (по Хегги).

Ко времени созревания пыльцы женские шишки открыты. На плодущих чешуйках заметны смолянистые выделения. Когда пыльники лопаются, созревшая пыльца попадает на женские шишки и прилипает к смолянистым секретам. Оплодотворение у ели тянь-шанской происходит в тот же вегетационный период, что и цветение.

В период опыления и некоторое время после него женские шишки направлены по отношению ветвей, к которым крепятся, вертикально вверх (рис. 5). По окончании оплодотворения шишки поворачиваются вниз и нахо-

дятся в таком положении до созревания семян.



*Рис. 5.* Генеративные органы ели тянь-шанской в период цветения.

дятся в этом состоянии до конца цветения. Этот признак можно использовать как критерий для определения даты окончания оплодотворения.

После цветения наступает период созревания семян, во время которого будущие семена окончательно формируют свои органоиды и создают запас питательных веществ. Этот процесс можно проследить по рисункам (Атлас, рис. 10—13). В процессе созревания изменяется не только окраска, но и консистенция компонентов внутреннего строения шишки. Эндосперм и оболочка семян выглядят затвердевшими, крошащиеся чешуйки одревесневают.

#### **ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ОСАДКОВ НА РОСТ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ**

К числу элементов, из которых складывается структура урожая, относится, прежде всего, заложение и рост генеративных побегов и почек, затем цветение и, наконец, созревание

семян. Каждый из этих элементов предъявляет до некоторой степени разные требования к условиям внешней среды, а если сопоставить структуры урожаев нескольких лет, то можно подметить, кроме того, и факт взаимовлияния элементов ближайших лет.

Естественно, что для правильного понимания процесса формирования структуры урожая необходимо проанализировать характер влияния факторов среды на рост генеративных побегов и почек деревьев.

Время окончания роста женских шишек и генеративных побегов одного года хотя и отличается на 5—6 дней (см. 1962

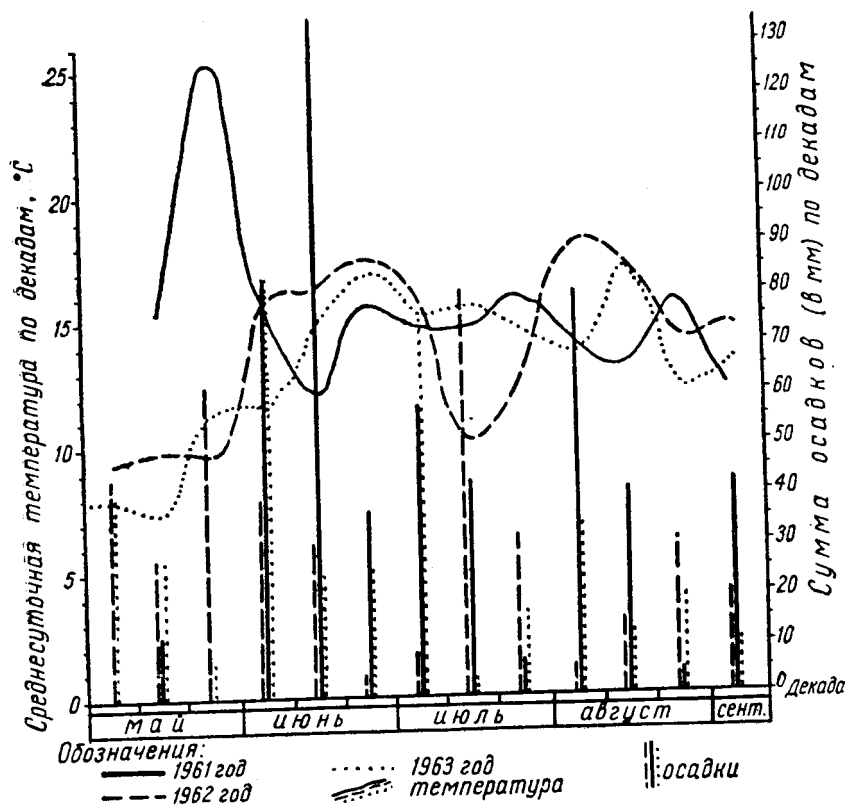


Рис. 6. Изменение температуры и осадков по годам.

и 1963 гг. на рис. 6—7), но имеет общую тенденцию для каждого года. Так, если в 1963 году рост генеративных побегов закончился раньше, чем в 1962 году, то и рост женских шишек тоже закончился раньше, чем рост шишек в 1962 году.

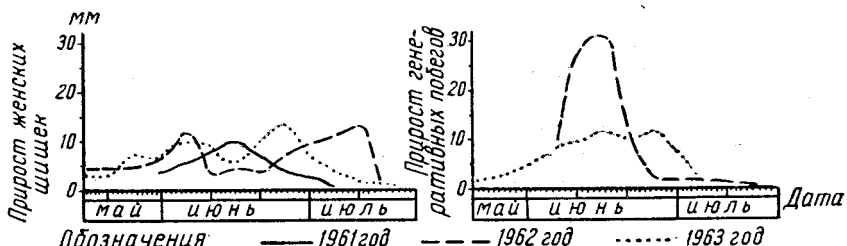


Рис. 7. Прирост генеративных органов ели тьянь-шанской по годам.

Как видно на примере 1962 и 1963 гг., кривая прироста генеративных побегов увеличивается при умеренном повышении температуры. При этом благоприятным фактором является достаточно частое и равномерное выпадение осадков.

Нельзя не заметить (рис. 6 и 7), что быстрота окончания роста генеративных побегов и шишек в сильной степени зависит от высокой весенней температуры и общего количества сухих бездождливых дней, приходящихся на период вегетации. Так, например, в 1961 году наблюдалось значительное повышение весенней температуры, а количество дней, когда осадков вообще не было, равнялось 63 (за май—июль). В 1962 году весенняя температура была намного ниже (рис. 6). За период с мая по июль было отмечено всего 40 бездождливых дней. И хотя при изучении распределения осадков на рис. 6 создается впечатление, что по количеству осадков 1961 и 1962 годы не отличаются, так как данные приведены подекадно, тем не менее характер распределения этих осадков по дням различен. В результате, 1961 год оказался более сухим и жарким. Это, в конечном счете, явилось причиной раннего окончания прироста деревьев (на 10 дней).

Оптимальной среднесуточной температурой, обеспечивающей наиболее высокий прирост генеративных побегов и почек в среднем поясе гор, следует признать  $17^{\circ}$  (рис. 6 и 7). Для верхнего пояса прирост тем больше, чем выше температура,

а для нижнего — лучший прирост бывает в годы с наибольшим количеством осадков и умеренной температурой. Подобная зависимость для ели по северным и южным границам ее ареала в Архангельской области наблюдалась Молчановым А. А. и Преображенским И. Ф. (1957).

1962 и 1963 годы по погодным условиям вегетационного периода (распределение температуры и осадков) очень близки, однако прирост генеративных побегов 1962 года значительно превосходит прирост побегов 1963 года (рис. 7). Причина этого, по-видимому, заключается в том, что в процессе формирования побегов 1963 года деревья испытывали недостаток в питательных веществах, которые были использованы на построение текущего урожая. В 1962 году наблюдался почти полный неурожай, и это благоприятствовало росту вегетативной массы побегов.

Само собой разумеется, что ель нормально растет и плодоносит, а следовательно, и заселяет такие места, где ее биологические требования соответствуют климатическим условиям. Поэтому было бы правильнее считать, что не одна погода корректирует интенсивность роста репродуктивных органов дерева, если иметь в виду в общем удовлетворительные внешние условия существования, повторяющиеся ряд лет (1962 и 1963 гг.). В этом случае ведущая роль регулятора образования и роста генеративных органов дерева на этапе его зрелости принадлежит плодоношению как главной функции жизни взрослого растения. В свою очередь, при анализе причин, регулирующих плодоношение, мы встречаемся не только с влиянием изменчивости погодных факторов по годам, но и характера минерального питания дерева. Об этом будет сказано ниже. Таким образом, анализируя причины, регулирующие рост и развитие, необходимо учитывать как комплекс метеорологических факторов, подвергающихся ежегодной изменчивости, так и степень обилия плодоношения и ее динамику по годам.

Обобщая наблюдения, необходимо отметить, что погодный фактор оказывает определенное влияние на длину вегетационного периода деревьев. Жаркая и сухая погода сокращает период роста. Максимальный прирост генеративных органов зависит от степени близости температуры и осадков к оптимуму. Однако прирост значительно корректируется интенсивностью плодоношения деревьев. Последнее обстоятель-

ство зачастую может совершенно завуалировать влияние погодных факторов, если они не очень резко отличались в течение ряда лет. А поскольку цветочные почки будущего урожая закладываются в год созревания предшествующего урожая, то это и могло явиться причиной ошибочного утверждения некоторых авторов (Тольский А. П., 1913), что прирост определяется температурой и осадками в год закладки почек, из которых формируются генеративные побеги, и что условия, способствующие увеличению прироста, обратны условиям, способствующим увеличению урожая. Причину подобного явления следует искать в антагонизме урожая и прироста.

### **ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И ОСАДКОВ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ**

Общей чертой элементов урожая какого-либо одного года является количество образующихся генеративных почек, а следовательно, цветков и созревших шишек. Понятно, что оно определяется в год заложения почек и зависит от соответствия сочетания факторов среды и требований, предъявляемых элементами формирования структуры урожая.

Примером может служить тот факт, что высокие летние температуры и, как следствие этого, дефицит влажности, предшествующие закладке цветочных почек, вредно действуют на транспирацию, обмен веществ, на интенсивность минерального питания и таким путем снижают количество закладываемых цветочных почек будущего урожая, задерживая наступление урожайных лет. Так было в 1961 году.

Поздние весенние заморозки также уничтожают большое количество женских генеративных органов в период цветения. Для ели тянь-шанской подобный факт зарегистрирован Д. Е. Гуриковым (1960). Для ели белой Н. П. Кобрановым (1922) установлено, что возможный урожай шишек может быть понижен весенними заморозками в среднем на 23 процента.

Интенсивное выпадение осадков в фазу цветения придает ей затяжной характер, что само по себе вредно, вымывает пыльцу из пыльников, увеличивая тем самым процент пустых семян и понижая их всхожесть. За время наших наблюдений такой случай отмечался в 1962 году, когда под влиянием про-



должительных дождей в период цветения (рис. 2) урожай семян был почти сведен на нет.

Сопоставляя интенсивность цветения и плодоношения деревьев ели верхнего и среднего горных высотных поясов растительности, можно проследить характер регулярного влияния факторов температуры и осадков на протяжении всего онтогенеза деревьев.

Данные наблюдений республиканских метеостанций за температурой воздуха в нижнем, среднем и верхнем высотных поясах свидетельствуют о том, что температура уменьшается на  $0,71^{\circ}$  на каждые 100 метров с поднятием в горы. Таким образом, уже на высоте 2 600 метров над уровнем моря температура будет на  $3,55^{\circ}$  ниже, чем на высоте 2 100 метров. Поэтому в верхнем растительном поясе деревья ели тяншанской из-за низкой температуры (табл. 1) плодоносят незначительно. Результаты обследования подопытных модельных деревьев представлены в таблице 2.

Таблица 2

Плодоношение подопытных деревьев на южной опушке леса верхнего и среднего высотных поясов

Абсолютная высота (м) пробной площадки	№ моделей	Возраст (лет)	D <sub>0</sub> (см)	D <sub>1,3</sub> (см)	Высота (м)	Количество шишек по годам		
						1961	1962	1963
2 600	25	93	32,0	24,0	15,6	1	нет	30
	26	98	31,0	24,0	15,6	3	нет	13
	27	78	37,0	28,0	12,6	12	8	40
	31	97	34,0	27,0	12,6	6	9	45
	32	82	27,0	23,0	11,6	4	нет	нет
	33	77	27,0	20,0	10,6	17	2	не учтено
	2 100	15	90	45,0	33,0	16,6	106	25
16		90	39,5	32,0	17,6	96	35	308
17		120	56,0	37,0	20,6	317	23	260
18		120	61,0	37,0	22,6	221	44	480
19		90	38,0	28,0	13,6	47	1	98
20		110	45,0	33,0	17,6	169	2	288
21		90	38,0	28,0	16,6	43	24	196
22		90	46,0	33,0	15,6	193	22	96
23		94	41,0	31,0	18,6	23	6	284
24		84	36,0	25,0	13,6	76	23	96

Из данных таблицы видно, что плодоношение деревьев верхнего пояса в несколько раз слабее плодоношения деревьев среднего.

Изучение климатических условий роста еловых насаждений по поясам показывает, что условия увлажнения наиболее неблагоприятны для ельников самой нижней границы распространения леса. Сказывается постоянное влияние близлежащих степей и полупустынь. Незначительная влажность воздуха, как следствие сильного перегрева, угнетающе влияет на рост и развитие деревьев ели. Пренебрегать этим ни в коем случае нельзя. Но надо учитывать, что очень низкая влажность воздуха и почвы наблюдается лишь для крайней нижней границы распространения ели, где она растет в незначительном количестве и поэтому большого практического интереса не представляет.

### **ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ДЕРЕВЬЕВ**

Изменчивость температуры и осадков в природе еще не подвластна человеку, поэтому изучение ее представляет собой интерес лишь с точки зрения прогнозирования результатов воздействия факторов среды на урожай. Не менее важным, хотя и более стабильным по годам, является фактор света. Однако этот фактор в частных случаях даже в природе поддается влиянию человека. Например, проведение различных приемов рубок древостоя, посадок лесных культур, ухода за кронами и т. д. в известных пределах позволяет изменять освещенность в насаждениях. Именно поэтому понимание характера влияния света на рост и плодоношение деревьев ели имеет исключительное значение.

В связи с рассматриваемым вопросом было бы полезно напомнить некоторые из уже проделанных работ о специфическом влиянии света на растения.

В природной обстановке действие света и тепла на растение взаимосвязано, так как увеличение первого вызывает возрастание второго. Разделить это взаимодействие в условиях полевого опыта трудно. Поэтому большинство литературных данных о влиянии света опирается на результаты опытов, поставленных в искусственных условиях. Ученым удалось установить, что при дополнительном освещении от-

мечается значительное увеличение прироста у березы (Леман В. М., 1952), дуба (Никитин И. Н., 1949), лиственницы сибирской (Dafis S., 1962), сосны и ели (Мальчевский В. П., 1946). Увеличение прироста в условиях светокультуры у сосны и ели наблюдалось в 3—5 раз, у дуба — в 4—5 раз, а у лиственницы — даже в 15 раз. Дополнительное освещение способствует не только улучшению роста, но и ускоряет развитие растений. Например, Мальчевский В. П. (1938) установил, что длинноволновая часть видимого спектра (лучи с длиной волны в пределах 550—720 мμ) ускоряет развитие растений, сокращая сроки цветения и сроки созревания плодов. Мальчевский В. П. предполагает, что наблюдаемое в результате опытов ускорение развития не связано непосредственно с фотосинтезом и может быть вызвано путем фотиндукции, которая сходна по своему характеру с явлениями стимуляции.

Наконец, нельзя не отметить огромной заслуги в деле изучения влияния света на рост и развитие растений крупнейшего советского ученого-физиолога Л. А. Иванова (1946), который сумел в природной обстановке изучить влияние света на растения, используя для этого им самим созданные простые в обращении приборы (Иванов Л. А., 1925). К сожалению, эти приборы до сих пор не получили массового распространения.

Вопросы специфического влияния света на рост и развитие растений получили также отражение в работах Гулисашвили В. З. (1954), Шаина С. С. (1960) и др.

По программе данной работы проводилось изучение плодоношения и роста деревьев ели тянь-шанской, выросших в условиях благоприятного и недостаточного освещения, действия перемены в интенсивности освещения на взрослые деревья насаждения, характера изменения освещенности в зависимости от рельефа и т. д.

Сравнение деревьев ели тянь-шанской, растущих на южной опушке по хребту горы и внутри насаждения на северном склоне, показало, что наличие оптимального сочетания света и температуры исключительно важно для развития и роста деревьев. Действие светового и связанного с ним температурного факторов на рост видно на примере модельных деревьев, близких по диаметру, но отличающихся местоположением: на южной опушке леса (на хребте), внутри насаждения на

северном склоне и на северной опушке. Данные для сравнения приведены в таблице 3.

Сопоставляя табличные данные, можно заметить резкое отличие опушечных деревьев от деревьев, растущих внутри насаждения. Например, диаметра на высоте груди 27—26 сантиметров деревья южной опушки достигают в возрасте 40 лет, северной — 57 лет, в насаждении на северном склоне только в 119—120 лет. При этом в среднем дерево такого диаметра на южной опушке дает урожай в 68 шишек, в насаждении на северном склоне — 43 шишки, на северной опушке — 61 шишку. При всем преимуществе деревьев южной опушки это нельзя отнести за счет их лучшего почвенного питания, потому что, как показали почвенные исследования (Гуриков Д. Е., 1960), условия увлажнения и качество почвы на хребте значительно хуже, чем на склоне или у подножия горы.

Как видно из таблицы 3, условия освещения в первую очередь влияют на степень развития кроны: у деревьев южной опушки она имеет ширококонусовидную форму и обладает большой массой хвои; деревья внутри насаждения на северном склоне хребта имеют колонновидную форму кроны, причем крона более редкая и начинается не от земли, как у деревьев южной опушки, а значительно выше. Наконец, деревья северной опушки по характеристике кроны занимают промежуточное положение. Естественно предположить, что различие в развитии ассимилирующего аппарата деревьев в разных условиях освещенности находится в тесной взаимосвязи с условиями их питания, которые, в свою очередь, влияют на плодоношение и рост. О характере такого влияния на плодоношение и рост деревьев говорят цифровые данные, приведенные в таблице 3.

Таким образом, исключительные условия роста и развития деревьев южной опушки можно объяснить только комплексным влиянием светового и теплового факторов. Дело в том, что дерево, растущее в благоприятных условиях освещения, развивает мощную ассимилирующую поверхность кроны. Наряду с этим, активизирующие метаболические процессы влияния температуры и света, в свою очередь, обеспечивают большой запас органических и минеральных веществ, которые используются деревьями как материальная основа цветения и плодоношения.

Таблица 3

Характеристика модельных деревьев, взятых на пробной площади с таксационными показателями: тип леса—ельник мохово-травяной, средняя высота деревьев—25 м, средний диаметр—28 см, полнота—0,7, средний возраст—120 лет

№ модели	Местоположение	Д <sub>0</sub> (см)	Д <sub>1,3</sub> (см)	Высота (м)	Возраст (лет)	Количество пишек (шт.)	Крона		
							форма	высота от основан. ствола (м)	тип ветвле- ния
1	Южная опушка на- саждения. Хребет	28,0	25,0	15,0	39	52	Ширококо- нусовидная	0	Компактный
2		32,0	27,0	15,6	40	71	»	0	
3		42,0	29,0	13,6	40	67	»	0	
4		36,0	25,0	13,6	41	60	»	0	
5		43,0	28,0	15,6	46	35	»	0	
6		42,0	29,0	12,4	36	121	»	0	
Средн.		37,2	27,2	14,3	40	67,7			
7	Северный склон внут- ри насаж- дения	35,0	28,0	31,6	129	115	Колонно- видная	1,43	Гребенчатый
8		32,0	25,0	15,3	110	6	»	2,43	
9		32,0	28,0	25,6	100	39	Узкокону- совидная	2,60	»
10		33,0	28,0	23,6	134	31	Колонно- видная	1,45	»
11		31,0	27,0	25,6	120	34	»	4,06	»
12		33,0	27,0	19,4	119	32	»	1,30	»
Средн.		32,7	27,2	23,5	118,7	42,8			
13	Северная опушка насаждения. Подножие горы	39,0	25,0	18,6	52	34	Узкокону- совидная	0	Компактный
14		39,0	25,0	15,6	45	87	»	2,45	
15		42,0	27,0	16,6	48	45	Ширококо- нусовидная	0	»
16		40,0	28,0	16,0	45	19	»	1,46	
17		35,0	26,0	14,6	44	70	Узкокону- совидная	0	»
18		37,0	26,0	21,6	108	63	Колонно- видная	0,20	
Средн.		38,7	26,2	17,3	57	61,3			

Действие условий освещения и температуры на качество семян изучалось специальным опытом. Внутри массива спелого насаждения типа леса ельник мохово-травяной (средний возраст 120 лет; II бонитета) отбирались три участка, вырубленные одновременно, но изрезанные до разной полноты: 0,5, 0,3, 0,1. Участки, незначительные по ширине (в виде полосы шириной 50 м), находились в насаждении, поэтому недостатка в пыльце при опылении деревьев не испытывали. Зато условия освещения и прогрева деревьев были разные в зависимости от полноты. Результаты изучения приведены в таблице 4.

Таблица 4

Результаты исследования качества семян ели тьянь-шанской в зависимости от полноты насаждения (1961 г.)

Таксационная полнота	Вес семян в шишке (г)	Размеры шишки (мм)		Вес 1 000 семян (г)	% пустых семян в шишке
		длина	диаметр		
0,1	1,193	74,2	29,4	6,583	5,8
0,3	0,932	72,6	28,6	5,975	10,0
0,5	0,898	68,7	27,4	5,878	12,0

Как видно из таблицы, наиболее низким качеством обладают семена при полноте 0,5. Самое высокое качество и наибольший вес имеют семена при полноте 0,1. Процент пустых семян при полноте 0,1 значительно ниже, чем для полнот 0,3 и 0,5.

В связи с проведенными исследованиями нами был сделан анализ светового режима склонов северной и южной экспозиций для среднего высотного пояса.

Продолжительность солнечного освещения для северного (на лесосеке) и южного склонов почти одинакова. Однако данные таблицы 5 показывают, что освещенность южного склона в дневные часы значительно выше освещенности северного склона. Очевидно, это объясняется тем, что южный склон освещается преимущественно прямыми солнечными лучами.

В туманную погоду и вечерние часы освещенность склонов разной экспозиции почти не отличается. Приведенные

данные позволяют уловить отличия в условиях освещенности деревьев, выросших на южной опушке и северном склоне.

Таблица 5

Средняя освещенность склонов различной экспозиции  
в августе месяце

Погода в дни замера	Время замера (час)	Освещенность (в лк) по склонам хребта			
		северный склон		южный склон	
		свет отра- женный	свет пада- ющий	свет от- раженный	свет па- дающий
Ясная	8	833	37 933	325	17 266
	13	883	29 466	3 216	32 133
	18	980	13 600	1 072	14 000
Большая облач- ность, туман	8	100	800	75	600
	13	100	800	100	800
	18	150	1 600	200	1 600

Если сопоставить приведенные выше результаты изучения характера роста, интенсивности плодоношения и качества семян деревьев ели тянь-шанской, растущих в условиях максимального освещения на южной опушке, и освещения в насаждении на северном склоне, то становится ясно, что преимущество первого очевидно. Несомненно, что выращивание деревьев ели тянь-шанской на южном склоне, где в естественных условиях она не обитает, за исключением крайней верхней границы существования, позволило бы получить эффективные по производительности насаждения.

## НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПИТАНИЯ ПЛОДНОСЯЩИХ ДЕРЕВЬЕВ ЕЛИ

Одним из основных условий цветения и плодоношения деревьев является наличие питательных веществ, из которых растительный организм формирует репродуктивные органы.

Указывая на исключительное значение фактора питания в развитии растений, Д. А. Сабинин (1949) говорил, что «заложение эмбриональных органов находится в зависимости от жизнедеятельности корневых систем, которые являются

основным органом синтеза сложных химических соединений, обуславливающих заложение и развитие меристематических очагов, дающих начало эмбриональным тканям».

Велико и многогранно значение минерального питания в жизни растений. Некоторые элементы непосредственно входят в состав важнейших органических соединений, другие влияют на состояние коллоидов клетки, участвуют в синтезе и других превращениях. К наиболее известным элементам питания растений следует отнести такие, как азот, сера, фосфор, магний, калий, кальций, железо, бор, марганец, медь и др.

В ряду элементов, используемых растением для питания, особое место, по данным последних исследований, принадлежит фосфору (Подвалкова И. А., 1958; Тильгор Н. К., 1952; Туева О. Ф., 1961, и др.). В свое время Иванов Л. А. (1905) писал, что фосфорная кислота в форме солей или же в форме органических соединений оказывает влияние то прямое, то косвенное, то более, то менее определенное, решительно на все процессы жизни растений, будут ли они процессами вегетативными или репродуктивными.

Основной особенностью многочисленных работ, посвященных питанию растений, является их уклон в сторону культурных травянистых растений (Сабинин Д. А., 1937, 1955). По древесным породам число исследований незначительно, особенно для хвойных. Однако в последнее время ученые начали интересоваться и этими вопросами (Гоцуляк В. Д., 1953; Гулисашвили В. З., 1962; Рубин С. С., Мосейченко В. Ф., 1962; Сарапуу Л. П., Перк А. Я., 1962; Сливаковский Н. Д., 1958; Цельникер Ю. Л., 1948; Щербаков А. П., 1958).

Следует признать, что при изучении цветения и плодоношения ели тьянь-шанской нельзя оставить без внимания вопрос питания деревьев.

Известно, что фосфор входит в состав ядерных белков, содержится в липоидах, участвует в процессах дыхания и биосинтеза важнейших соединений клеток, активировании сахаров и регулировании концентрации водородных ионов клеточного сока. Поэтому в качестве основного показателя обеспеченности деревьев ели тьянь-шанской питательными элементами в данной работе было принято содержание фосфора в клеточном соке хвои. Анализы проводились по методике Магницкого К. П. (1954, 1957), а при определении общего



содержания фосфора — по методике А. Ю. Левицкого (Петербургский А. В., 1959).

Анализируя динамику содержания фосфора в соке хвойных деревьев, мы считали, что она отражает синхронные количественные и качественные изменения всех других элементов питания, поскольку цветение и плодоношение обеспечивается коррелирующим комплексом химических элементов и метаболических процессов.

Работа проводилась в районе бассейна реки Восточный Карабулак (Джаланашская лесная дача Тау-Чиликского лесхоза) в течение всего периода вегетации 1961, 1962, 1963 гг.

### ПИТАНИЕ ДЕРЕВЬЕВ ПО ВЫСОТНЫМ ПОЯСАМ

Как видно из графических данных (рис. 8), содержание фосфора в клеточном соке хвои 100—120-летних деревьев опушечного характера местопроизрастания по высотным поясам существенно не отличается. Этот вывод подтверждается и биометрической обработкой материала (табл. 6). Единственное отличие, заметное лишь по графическим материалам, наблюдалось для верхнего высотного пояса по содержанию фосфора в осенний период (рис. 8). Временное увеличение количества фосфора может свидетельствовать о более длительном процессе созревания женских шишек и дозревания генеративных почек урожая будущего года вследствие задержки их развития из-за низкой температуры.

Следовательно, обеспеченность одновозрастных деревьев любого взятого высотного пояса фосфором в основном одинакова и не зависит от экологических условий высотных поясов. Подтверждение этого факта можно встретить также в работах Гулисашвили В. З. (1962). Однако деревья верхнего пояса гор плодоносят значительно хуже деревьев того же возраста среднего и нижнего поясов (см. работы Битриха А. А., 1936; Протопопова Г. Ф., 1954; Гурикова Д. Е., 1960). По всей вероятности, это связано со значительным понижением температуры с высотой, о котором уже говорилось выше. Основываясь на данных работ, проведенных с сельскохозяйственными культурами (Бытлян Г., Замфиреску Н., Уртилэ С., 1961; Сычева З. Ф., Быстрова Э. А., 1960; Журбицкий З. И., 1958), можно предполагать, что с понижением температуры использование запасов питательных веществ на

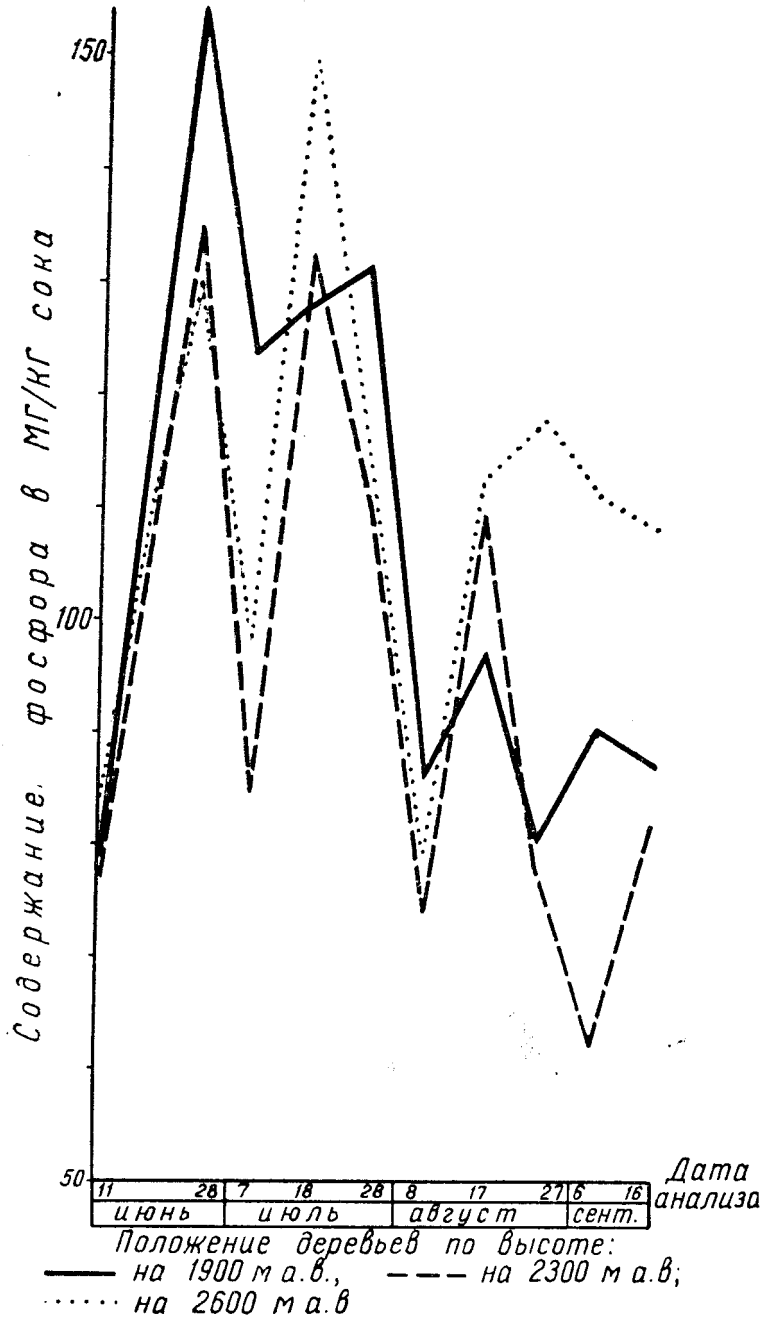


Рис. 8. Изменение содержания фосфора в клеточном соке хвон деревьев, расположенных на разной абсолютной высоте (1961 г.).

Таблица 6

Сравнительные данные результатов анализа клеточного сока хвоя  
100—120-летних деревьев по высотным поясам (вегетационный  
период 1961 г.)

Анализируемый элемент	Деревья верхнего пояса $M \pm m$ в мг/кг	Деревья нижнего пояса $M \pm m$ в мг/кг	D	$m_d$	$n'$	t	B
Минеральный фосфор	109,33 ± 10,42	104,51 ± 12,47	4,82	+16,25	10	0,3	0,5
Анализируемый элемент	Деревья среднего пояса $M \pm m$ в мг/кг	Деревья нижнего пояса $M \pm m$ в мг/кг	D	$m_d$	$n'$	t	B
Минеральный фосфор	93,30 ± 11,14	104,51 ± 12,47	11,21	± 16,73	14	0,67	0,5
Анализируемый элемент	Деревья верхнего пояса $M \pm m$ в мг/кг	Деревья среднего пояса $M \pm m$ в мг/кг	D	$m_d$	$n'$	t	B
Минеральный фосфор	109,33 ± 10,42	93,30 ± 11,14	16,03	± 15,26	14	1,05	0,2

формирующийся урожай снижается, а это, в свою очередь, влияет на количественную сторону урожая. При этом необходимо отметить, что благоприятные условия освещенности, характерные для верхнего высотного пояса, вряд ли оказывают ощутимое воздействие на использование деревьями питательных веществ в условиях пониженной температуры. Аналогичное явление было подмечено Землянухиным А. А. (1955). Исследуя фосфорный обмен у пшеницы, он установил, что при выращивании пшеницы в условиях затенения и на свету количество общего фосфора примерно одинаково в обоих вариантах.

#### ПИТАНИЕ ДЕРЕВЬЕВ ПО ВОЗРАСТНЫМ ЭТАПАМ РАЗВИТИЯ

В связи с фактом неудовлетворительного плодоношения деревьев верхнего пояса по сравнению с деревьями нижнего при условии относительно одинакового содержания в их соке

элементов питания возникла необходимость выяснить: имеется ли связь между количественным содержанием элементов питания в соке хвои и репродуктивной зрелостью деревьев.

Исследованию подвергалось количественное содержание минерального фосфора в клеточном соке хвои деревьев по различным этапам (Мичурин И. В.) развития: до 30 лет — еще не вступивших в фазу цветения и плодоношения (юношеский этап развития); 100 лет — в расцвете репродуктивной деятельности (этап зрелости); 250 лет — на закате плодоношения (этап старения). Деревья выбирались в среднем высотном поясе гор, с одинаковым местоположением.

При анализе графических и цифровых данных (рис. 9) выявлено надежное отличие содержания фосфора в клеточном соке хвои деревьев по возрастным этапам развития за вегетационный период. Деревья 250 и 30 лет имеют очень близкие характеристики изменения содержания фосфора и других элементов, но в то же время сильно отличающиеся от деревьев 100-летнего возраста (рис. 9).

Графические данные подтверждаются биометрической обработкой (табл. 7).

Результаты анализов позволили предположить, что количественное содержание фосфора отражает возрастную способность деревьев к плодоношению, дей-

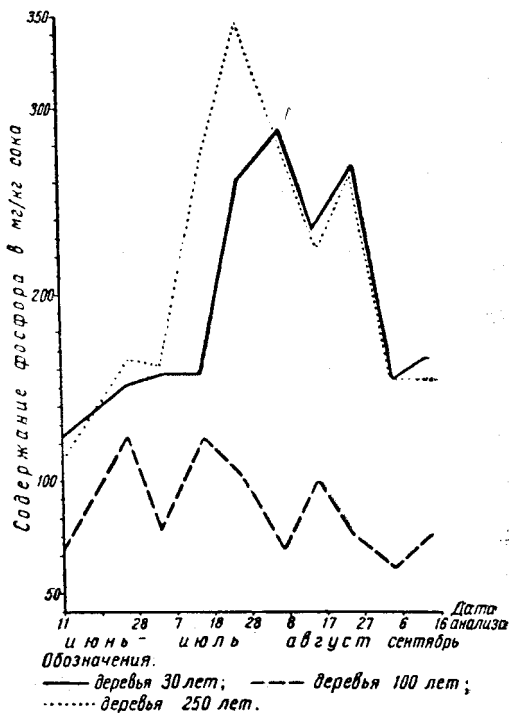


Рис. 9. Изменение содержания фосфора в клеточном соке хвои в зависимости от возраста деревьев (вегетационный период 1961 г.).

Таблица 7

## Сравнительные данные результатов анализа клеточного сока хвои деревьев разного возраста

Анализируемый элемент	Деревья 30 лет $M \pm m$ в мг/кг	Деревья 100 лет $M \pm m$ в мг/кг	D	$m_d$	$n'$	t	B
Минеральный фосфор	203,33 ± 23,64	93,30 ± 11,14	110,03	± 26,31	11	4,18	0,1
Анализируемый элемент	Деревья 30 лет $M \pm m$ в мг/кг	Деревья 250 лет $M \pm m$ в мг/кг	D	$m_d$	$n'$	t	B
Минеральный фосфор	203,33 ± 23,84	219,33 ± 26,28	16,00	± 36,00	11	0,44	0,5
Анализируемый элемент	Деревья 100 лет $M \pm m$ в мг/кг	Деревья 250 лет $M \pm m$ в мг/кг	D	$m_d$	$n'$	t	B
Минеральный фосфор	93,30 ± 11,14	219,33 ± 26,28	110,03	± 26,31	11	18	0,01

ствительную для деревьев 100 и 250 лет и потенциальную для деревьев 30 лет. Иными словами, деревья 30 лет находятся на кануне семеношения, а 250 лет — в стадии угасания репродуктивной деятельности, и это состояние четко отражается на содержании фосфора в клеточном соке хвои.

Таким образом, по данным 1961 года, анализ содержания фосфора в клеточном соке хвои деревьев в возрасте 250 лет, 100—120 лет и 30 лет показал, что количество фосфора у деревьев, не начавших плодоносить и старых, изменяется в близких пределах и на протяжении всего вегетационного периода поддерживается на более высоком уровне по сравнению с деревьями зрелого возраста. В 1963 году вновь был проделан аналогичный опыт, но уже только с плодоносящими деревьями в возрасте: 50—60 лет — недавно начавшие плодоносить; 100—120 лет — в период зрелости, и 250 лет — в возрасте старения.

Как видно из рис. 10, в клеточном соке 250-летних деревьев поддерживается наивысшее количество фосфора на протяже-

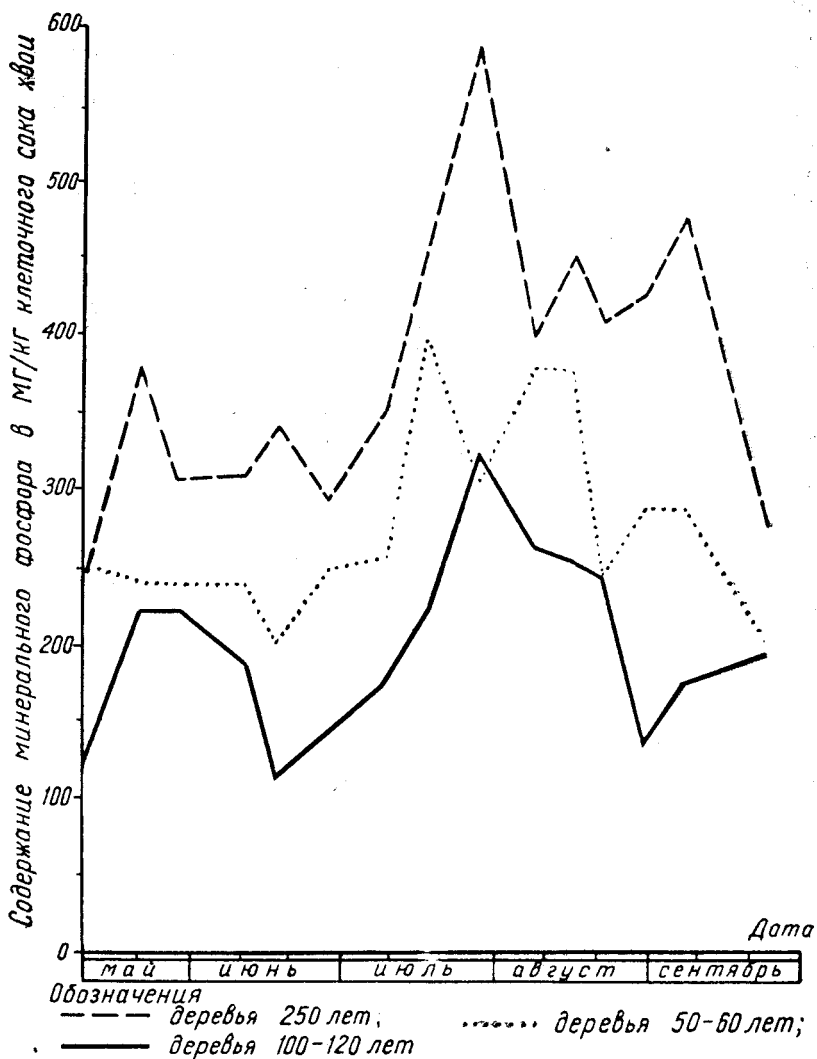


Рис. 10. Содержание минерального фосфора в клеточном соке плодоносящих деревьев разного возраста (1963 г.).

нии всего периода вегетации. Деревья же 50—60 лет по количеству минерального фосфора занимают промежуточное положение между старыми и зрелыми.

Это еще раз говорит о том, что уровень количественного содержания фосфора в соке хвои за вегетационный период коррелирует с возрастом. Характерно, что подобная закономерность подмечена также Спиваковским Н. Д. (1958) для яблони. Методом меченых атомов он обнаружил, что даже в пределах одного порядка ветвления восходящий градиент активности меченого фосфора наблюдается в направлении от более зрелых органов к молодым. Это доказывает, что обнаруженная нами особенность фосфорного питания может наблюдаться не только для деревьев разного возраста, но даже для ветвей разного возраста в кроне одного дерева.

Значению фосфорного питания при переходе вегетативной фазы развития растений в репродуктивную посвящены специальные работы целого ряда исследователей (Багаев В. Б., 1953; Овечкин С. К., 1949, 1940, 1941; Самохвалов Г. К., 1947; Симидзу К., 1960, и др.). Анализируя наши данные, нельзя не согласиться с утверждением этих авторов о том, что условия фосфорного питания являются важным фактором регулирования развития растения в тот момент, когда в нем происходит внутренняя подготовка, внешне еще не заметная, к изменению общего направления обмена веществ, связанная с переходом к образованию репродуктивных органов.

С указанной точки зрения результаты вышеописанных опытов могут быть объяснены следующим образом. В период жизни дерева, когда под влиянием возраста уже замедлена интенсивность плодоношения или когда она еще не достигла максимума, содержание фосфора в соке хвои будет выше, чем в период наиболее интенсивного плодоношения деревьев. По всей вероятности, в первом и втором случаях мы имеем дело с замедлением процесса фосфорного обмена в растении по причине малой активности или недостатка участвующих в метаболических процессах ферментов.

Не вдаваясь глубоко в подробности физиологической сущности изучаемого явления, которое требует дополнительного изучения, уже сейчас не будет ошибочным утверждение о том, что при близких экологических условиях существования сравниваемых деревьев фосфор может служить критерием их способности к плодоношению в зависимости от возраста. При

этом динамика содержания фосфора для плодоносящих деревьев любого возраста по своему характеру имеет общую тенденцию. Максимум содержания фосфора наблюдается в период цветения ежегодно, а в период закладки цветочных почек — в том случае, если ожидается хороший урожай. Минимум наблюдается в период интенсивного роста, сразу после цветения. Это подтверждают результаты биометрической обработки данных, на основе которых составлен рис. 10 (см. табл. 8 и расчеты ниже).

Таблица 8

Содержание фосфора в клеточном соке хвон деревьев  
разного возраста

Возраст плодоносящих деревьев (лет)	Среднее содержание фосфора за период с 10/V по 7/VIII—63 г. (мг/кг)	$\sigma$	m	t
250	373,3	101,00	$\pm 31,96$	11,68
100—120	202,9	65,20	$\pm 20,63$	9,84
50—60	280,3	65,00	$\pm 20,57$	13,63

Разность между средними значениями содержания фосфора для старых и зрелых деревьев равна  $170,4 \pm 38,10$ ,  $t=4,47$ , что указывает на надежное отличие. Это имело место, как мы видели раньше (табл. 7), и для деревьев в возрасте до 30 лет, не вступивших в фазу плодоношения, и деревьев в зрелом возрасте.

Логично предположить, что надежного в биометрическом отношении различия содержания фосфора между плодоносящими деревьями зрелого и молодого, а также молодого и старого возраста при статистической обработке данных может уже не улавливаться. И действительно, разность между содержанием фосфора у плодоносящих старых и молодых деревьев равна  $93,0 \pm 38,10$  при  $t=2,44$  ( $n'=10+10-2$ ), а разность между содержанием фосфора у средневозрастных и молодых деревьев равна  $77,4 \pm 29,15$  при  $t=2,66$  ( $n'$  то же самое). Различие между средними в данном случае ненадежно. Это легко объясняется, если учесть, что плодоносящие молодые деревья по содержанию фосфора занимают промежуточное положение между старыми и зрелыми. И, хотя на графике различие легко заметить, тем не менее указанные величины



настолько близки, что с помощью методов вариационной статистики установить его уже трудно.

Итак, если количественная сторона плодоношения деревьев верхнего пояса уступает при сравнении с одновозрастными деревьями нижнего и среднего высотных поясов, то главная причина кроется не в нехватке питательных веществ, необходимых для формирования урожая. В этом отношении содержание исследуемых элементов в соке хвои соответствует возрастным особенностям деревьев. Судя по данным химических анализов, исследуемые деревья проходят один и тот же этап развития. По-видимому, в случае с плодоношением по высотным поясам мы имеем дело с влиянием внешних климатических и погодных факторов, действующих на процесс реализации пищевых запасов и тем самым стимулирующих или угнетающих цветение и плодоношение.

### ПИТАНИЕ И УРОЖАЙНОСТЬ

Изучая минеральное питание, можно проследить некоторые важные детали периодичности плодоношения. Целесообразность этого подтверждается приведенными выше анализами клеточного сока. Особое внимание в таких исследованиях должно быть уделено фосфору, как наиболее чувствительно отражающему состоянию плодоношения деревьев.

Значение фосфора в процессе формирования урожая растений становится понятным не только из результатов, полученных по данным настоящей работы, но также из работ по культурным травянистым видам (Болдырев Н. К., 1962; Земский В. Г., 1959; Казанская Л. Н., 1962; Михайлов Н. Н., 1948; Школьник М. Я., 1962) и другим древесным породам (Гоцуляк В. Д., 1953; Сарапуу, Перк, 1962; Цельникер Ю. Л., 1948, и др.).

При изучении графического изображения динамики фосфора выявляется тенденция закономерного изменения его содержания для деревьев среднего высотного пояса в зависимости от состояния урожая по годам (рис. 11).

В год, предшествующий обильному урожаю, в июле — августе (период закладки и формирования цветочных почек будущего урожая) наблюдается значительное увеличение содержания неорганического фосфора. Эти запасы, наряду с

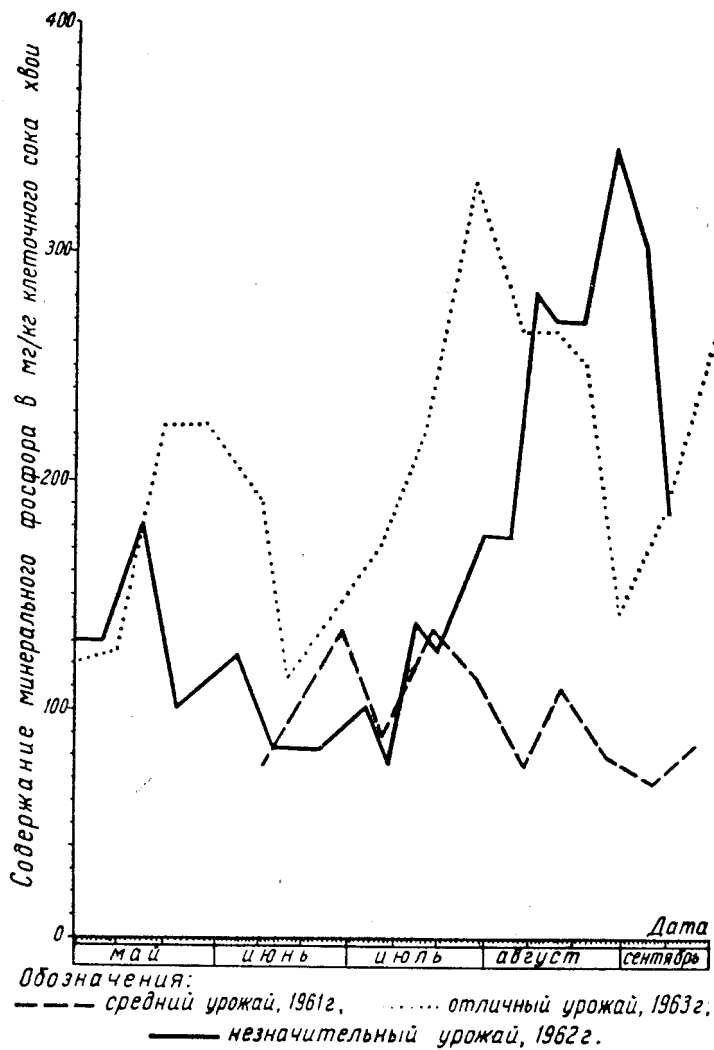


Рис. 11. Изменение содержания фосфора в соке хвон 100-летних деревьев в зависимости от интенсивности их плодоношения по годам.

другими элементами, служат питательной базой для образующихся генеративных почек, а в дальнейшем — семян шишек.

Наступает год обильного урожая. Фосфор активно используется растением для формирующихся семян. Вследствие этого в период закладки цветочных почек урожая последующего года наблюдается депрессия в содержании фосфора сока хвои. Указанное явление особенно характерно для тех лет, когда погодные условия не способствуют быстрому восстановлению энергетических запасов деревьев. В такие годы (см. 1961 г. по рис. 11) недостаток питательных веществ является причиной закладки незначительного количества генеративных почек будущего урожая.

Следовательно, настоящий урожай, поглощая питательные вещества дерева, может оставить без необходимых ресурсов будущий урожай. Чтобы восстановить эти ресурсы, деревьям необходим, по крайней мере, еще год «отдыха». Именно в этом, очевидно, и заключается главная, объясняющаяся метаболическими процессами причина неравномерности урожая по годам.

Наглядное подтверждение сказанному можно видеть на рис. 11. В 1961 году исследуемые десять деревьев дали урожай в 1 291 шишку. Фосфор и другие необходимые для закладки урожая 1962 года вещества были в основном израсходованы, о чем свидетельствует осенняя депрессия фосфора в соке хвои (рис. 11). При этом пополнению пищевых запасов не способствовало сухое и жаркое лето. По этой причине в июле — августе 1961 года деревья заложили мало генеративных почек и в 1962 году имели всего 205 шишек. Но за период вегетации 1962 года были накоплены значительные запасы питательных веществ, в том числе и фосфора, которые обеспечили закладку большого количества женских цветочных почек урожая 1963 года. Поэтому в 1963 году подопытные деревья дали 2 184 шишки.

Несмотря на высокий урожай семян в 1963 году, можно видеть, что осенью содержание фосфора опять поддерживается на высоком уровне (рис. 11). Это свидетельствует о том, что деревья вновь смогли пополнить запасы питательных веществ, и в 1964 году должен быть хороший урожай.

В чем же причина того, что в 1961 году текущий урожай, меньший по размерам, чем в 1963 году, уже не дал возможности деревьям хорошо плодоносить в 1962 году, а после уро-

жая 1963 года снова есть виды на хороший урожай? Объяснение этому можно найти, сравнивая погодные условия по годам (рис. 1, 2, 7). Жаркое и сухое лето благоприятствует закладке генеративных почек лишь при условии, что дерево готово к этому, имея обеспеченную материальную базу плодоношения. Однако жаркое и сухое лето вредно сказывается на процессе питания. По этой причине уже истощенные урожаем 1961 года деревья (в нашем примере) не восстановили питательные запасы и плохо плодоносили в 1962 году. Другое дело 1963 год. Хотя текущий урожай был велик, все же благоприятные погодные условия — умеренная температура и высокая влажность — позволили деревьям пополнить истраченные пищевые запасы. Судя по динамике содержания фосфора, можно было ожидать относительно хорошего урожая и в 1964 году, что и подтвердилось: суммарный урожай подопытных десяти деревьев в 1964 году составил 400 шишек.

Таким образом, благоприятные для интенсивного фотосинтеза и минерального питания погодные условия вегетационного периода создают предпосылки к успешной закладке генеративных органов. Это является наиболее важным моментом, определяющим величину будущего урожая.

Однако, как следует из вышеизложенных данных, а также из некоторых работ, сделанных раньше (Туманов И. И., Гареев Э. З., 1951), эти предпосылки далеко не всегда могут быть реализованы. Имеются процессы, отвлекающие ток ассимилянтов от генеративных почек к другим органам. К числу их нужно отнести формирование вегетативных побегов, завязей и плодов текущего урожая. Следовательно, оценка видов на будущий урожай должна основываться на анализе погодных условий, интенсивности текущего урожая и, наконец, на данных анализа минерального питания дерева, как результата влияния двух первых факторов.

Существующие методы прогноза зачастую ограничиваются только анализом погодных условий (метеорологический метод) или характера плодоношения деревьев (прогноз, основанный на предположении о периодичности наступления урожая). Приведенные выше результаты исследований подтверждают несостоятельность таких методов. Не случайно, что в литературе можно встретить мнение, отрицающее существование «периодичности урожаев» древесных пород. Утверждение об отсутствии периодичности плодоношения у ду-

ба можно найти в работах Пятницкого С. С. (1951, 1947). Каппера В. Г. (1962), Курдиани С. Э. (1914), Ромашева Н. В. (1957); кедра сибирского — у Некрасовой Т. П. (1962), ели европейской и обыкновенной — у Долгошова В. (1958) и Барыкина В. В. (1960). Некоторые из этих авторов уже пришли к правильному выводу о том, что будущий урожай находится в зависимости от погодных условий и состояния текущего урожая. Однако, чтобы получить истинное представление о процессе формирования урожая, необходимо иметь данные анализа минерального питания.

### ФОСФОР И МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Все предыдущие рассуждения о значении фосфора в минеральном питании опираются на данные анализов содержания минерального фосфора в клеточном соке хвои. Однако каждый вправе задать вопрос: можно ли использовать неорганический фосфор в качестве критерия состояния дерева и степени его участия в плодоношении? Ведь минеральный фосфор, прежде чем участвовать в построении генеративных органов растения и прочих процессах, переводится в органические формы. Имеющиеся в этой области указания некоторых авторов говорят о том, что в период **интенсивного** роста и развития органов растений минеральный фосфор активно переводится в **органический**. В это время количество органического фосфора значительно преобладает над минеральным. В период же **замедленного** роста и развития органов в соке скапливаются преобладающие запасы минерального фосфора. Подобные результаты исследований фосфорного обмена в процессе роста и развития пыльцевых трубок получены В. А. Поддубной-Арнольди, Н. В. Цингер, Т. П. Петровской и Н. Н. Полуниной (1961). В такой интерпретации, если она верна и для растения в целом, возможность использования содержания минерального фосфора как показателя состояния плодоношения деревьев была бы сомнительной или, во всяком случае, требовала бы учета описанных выше его превращений.

В связи с приведенными возражениями возникла необходимость проанализировать характер изменения содержания в хвое деревьев общего количества фосфора, фосфора органи-

ческих и минеральных соединений. Для этой цели на деревьях ели в возрасте 100—120 лет, с близкими таксационными показателями, расположенных на южной опушке насаждения в типе леса ельник мохово-травяной, в течение всего вегетационного периода 1963 года определялось содержание общего количества фосфора в хвое и фосфора минеральных соединений в клеточном соке хвои. Разница между первым и последним позволила определить относительное содержание органического фосфора.

Проведенные анализы дали результаты, которые после соответствующей математической обработки приводятся в таблице 9 (см. также цифровые данные на рис. 12).

Таблица 9

Содержание фосфора в клеточном соке хвои деревьев 100—120 лет

Категория определяемых соединений фосфора	Число анализов за вегетац. период	Среднее колич. фосфора (мг/кг) сока	$\sigma$	m	t	$C_v$	P
Общий фосфор	5	626,6	114,50	$\pm 51,21$	12,23	0,182	8,1
Минеральный фосфор	5	214,38	59,35	$\pm 26,54$	8,07	0,276	12,3
Органический фосфор	5	412,22	61,65	$\pm 27,57$	14,95	0,149	6,6

Характер взаимной зависимости между содержанием разных форм фосфора показан на рис. 12. В результате биометрической обработки выявлено, что корреляция содержания общего и минерального фосфора для сроков анализов с II/VI по VII/VIII включительно выражается:  $r=0,944 \pm 0,048$  при  $t=19,67$ ; корреляция содержания органического и минерального фосфора для тех же сроков анализов выражается:  $r=0,7897 \pm 0,168$  при  $t=4,70$ . Анализируя полученные данные, можно видеть, что найденные средние и значения корреляции во всех вариантах опыта являются вполне надежными, так как величина  $t$  везде превосходит значение его, равное при  $p'=5-1$  и  $B=0,01$ ,  $t=4,6$ . Показатели точности исследования (табл. 9) свидетельствуют об относительной выравненности условий полевых опытов.

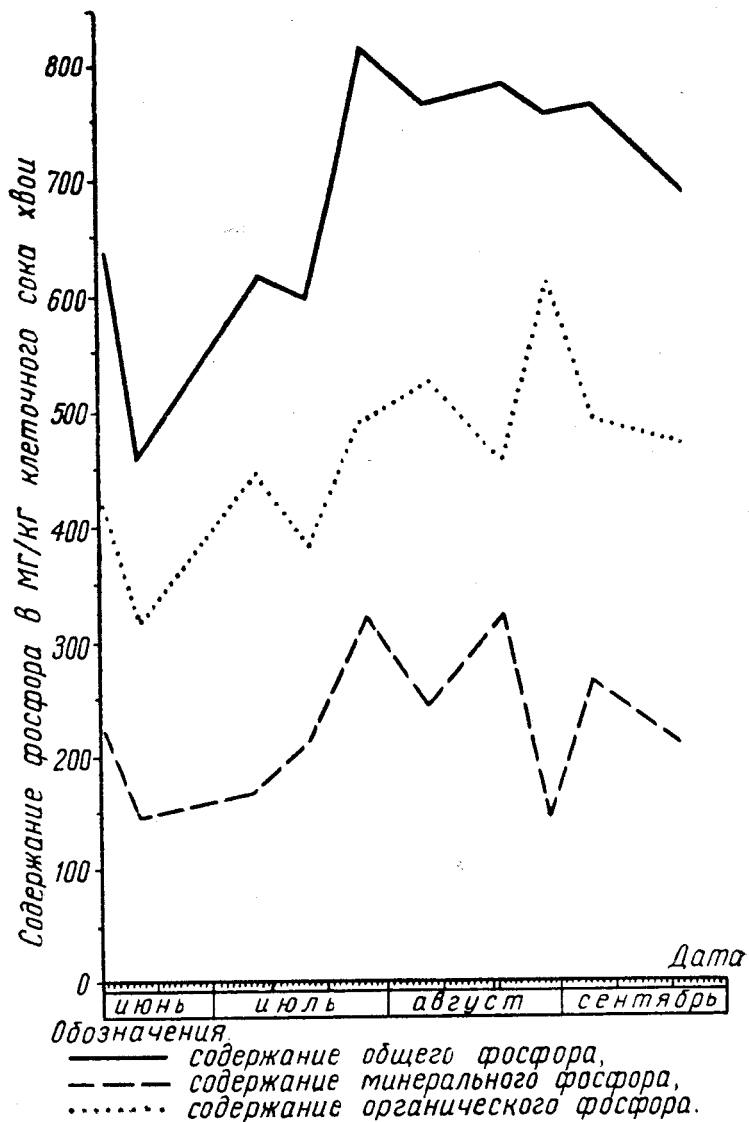


Рис. 12. Изменение содержания общего, минерального и органического фосфора в клеточном соке хвои деревьев ели тьянь-шанской (1963 г.). (Результаты анализов приведены на стр. 47).

Результаты анализов (к рис. 12).

Дата анализа	11/VI	17/VI	8/VII	17/VII	27/VII	7/VIII	21/VIII	29/VIII	6/IX	22/IX
Содержание общего фосфора (мг/кг)	640	457	620	600	816	767	783	753	760	680
Содержание минерального фосфора (мг/кг)	220	145	173	213	320	243	323	142	267	207
Содержание органического фосфора (мг/кг)	420	312	447	387	496	523	460	612	493	473

Таким образом, можно с уверенностью сказать, что между содержанием в хвое дерева общего, минерального и органического фосфора за период с июня по конец первой декады августа существует тесная положительная корреляция, то есть с увеличением значения одной формы фосфора увеличивается и другая, а с уменьшением — также уменьшается. Вместе с тем связь является настолько тесной, что приближается к неразрывной причинной зависимости. Все это, наряду с данными предыдущих опытов, позволяет в качестве критерия состояния дерева использовать данные определения любой из вышеозначенных форм соединений фосфора. В условиях полевого опыта наиболее приемлемым (по причине легкости и простоты анализа) следует считать определение содержания минерального фосфора в соке хвои по методике, предложенной Магницким.

## ОСОБЕННОСТИ ОПЛОДОТВОРЕНИЯ ЕЛИ ТЯНЬ-ШАНСКОЙ

Как уже отмечалось, имеющиеся в литературе сведения о репродуктивных органах ели тянь-шанской недостаточны. Исследователи не ставили перед собой задач изучения генеративных органов ели тянь-шанской в период цветения, а ограничивались главным образом констатацией результатов плодоношения, которое является всего лишь следствием предшествующего развития органов репродукции и соответствия условий внешней среды их особенностям.



Пыльца — главное связующее звено, используемое природой для обмена перекрестноопыляемых растений наследственными качествами, что, как известно, исключительно важно для эволюции растений.

Необходимость знания свойств пыльцы для целей селекции и семеноводства давно была доказана работами с некоторыми породами деревьев и сельскохозяйственных культур как у нас, так и за границей (Дарвин Ч., 1876; Дылис Н. В., 1948; Голубинский И. Н., 1947; Пятницкий С. С., 1934; Рябов И. Н., 1932; Турбин В. Н., 1950, и др.).

Роль пыльцы в процессе опыления определяется не только внешними факторами — метеорологическими и географическими, — но и особенностями самой пыльцы. В этих двух направлениях и производилось исследование.

Анализ данных фенологических наблюдений 1959—1963 гг. показал, что генеративные почки урожая будущего года закладываются в августе предшествующего цветению года. В год цветения (апрель — май) почки начинают активно расти, при этом режим тепла и влаги весеннего периода имеет решающее значение. Поэтому в это время необходимо контроль погодных условий для планирования и производства селекционных работ, а также для внесения корректив в прогноз урожая семян. Так, например, если цветение начинается слишком рано, то случайные заморозки могут повредить будущему урожаю. Выпадение осадков в период цветения увеличивает продолжительность этой фазы.

Роль экологических факторов как регуляторов времени наступления и продолжительности фенофаз развития генеративных органов была проанализирована в разделе «Фенология развития генеративных органов». Но мы должны еще остановиться на некоторых природных факторах, имеющих значение для нормального опыления деревьев ели тьянь-шанской.

### РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ

Важным звеном процесса опыления является механизм распространения пыльцы в лесном сообществе. Известно, что благодаря воздушным мешкам, пыльца всех видов ели легко переносится ветром на большие расстояния. Поэтому основ-

ными факторами, влияющими на распространение созревшей пыльцы, принято считать влажность воздуха, осадки и преобладающее направление господствующих ветров. Однако для горных ельников Северного Тянь-Шаня необходимо также учитывать специфические особенности рельефа и суточных изменений направления ветров. Площади, занятые ельниками, имеют экспозицию северных направлений. Южные склоны безлесны. Преимущественное направление ветров в горах: днем с долины в горы (северного направления), ночью — с гор в долины (южного направления) (см. также Гулисашвили В. З., 1956). Как же будет распространяться пыльца под действием ветра?

Сплошные вырубки в горах производят с оставлением семенников на лесосеке в виде отдельно стоящих деревьев и полосы леса (кулисы) на хребте (рис. 13.). Ночью пыльца не распространяется вследствие увлажнения пыльников от росы. Пыльца летит днем, когда пыльники достаточно подсохнут. Наиболее интенсивный лёт пыльцы наблюдается в середине дня. Превалирующее направление дневных ветров — северное, в силу этого основная масса пыльцы сносится на безлесный южный склон.

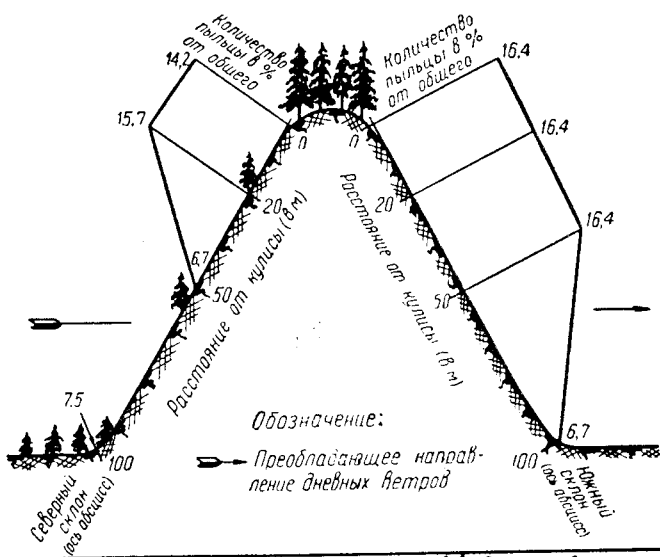
Характер распространения пыльцы от кулисы на лесосеке и на южном склоне изучался при помощи стеклянных пластинок. Результаты представлены в таблице на рис. 13.

Во время постановки опытов преобладало северное направление ветра. Средняя скорость ветра — 1,6 м/сек. Лишь рано утром и изредка днем наблюдались порывы южного ветра. Из таблицы (рис. 13) видно, что даже при условии небольшой скорости преобладающего ветра и переменах в его направлении 56 процентов пыльцы погибло на безлесном южном склоне

Сколько-нибудь значительная плотность пыльцы в воздухе над северным склоном наблюдалась лишь в пределах 20 метров от стены леса, тогда как средняя ширина лесосеки — 100 метров.

При благоприятном направлении ветров, даже слабой силы, как это имеет место на южном склоне, высокая плотность пыльцы в воздухе зафиксирована до 50 метров, в два раза дальше от стены леса, чем на северном склоне.

Необходимо отметить, что проанализированная выше динамика распространения пыльцы характерна для тех лет,



Расстояние от лесной кулисы на хребте в метрах	% содержания пыльцы в воздухе от общего количества пыльцы лесной кулисы на хребте	
	Южный склон	Северный склон
0	16,4	14,2
20	16,4	15,7
50	16,4	6,7
100	6,7	7,5
<b>всего от общего</b>	<b>55,9</b>	<b>44,1</b>

Рис. 13. Содержание пыльцы в воздухе в зависимости от расстояния до лесной кулисы и направления преобладающих ветров.

когда деревья ели тянь-шанской плодоносят хорошо, слабо или незначительно. В годы обильного урожая пыльцы образуется исключительно много, и тогда можно наблюдать, как она в виде желтого облака распространяется по ущелью, осаждающаяся везде и всюду. В такие годы, естественно, даже самые

удаленные от опушки дерева не испытывают недостатка в пыльце. Однако если учесть, что, например, за период 1959—1964 гг. годами обильного плодоношения можно считать только 1959 и 1963 годы, а остальные три года по урожайности расцениваются как «хорошо» и «слабо», то становится ясно, что в лесосеменном деле нельзя ориентироваться на годы обильного плодоношения.

Знать только внешние причины (ветер, влажность, температура, расстояние и местоположение массива), влияющие на процесс опыления, недостаточно. Немалая роль принадлежит и физиологическим особенностям самой пыльцы, определяющим ее качество.

Основной особенностью многочисленных работ по пыльце, которыми мы располагаем, является то, что почти все они отражают исследования плодовых древесных пород и сельскохозяйственных растений, мало затрагивая представителей хвойных. Однако данный вопрос включает в себя много общего, которое может быть применено и использовано в работе с любым растением. Поэтому физиолого-биохимический анализ прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок (Бритиков Е. А., 1954; Бритиков Е. А., Лашенникова Р. П. и Виссаронова В. Я., 1955; Голубинский И. Н., 1947; Пятницкий С. С., 1947; Рябов И. Н., 1932, и другие) независимо от того, над какими растениями производились исследования, представляет для нас определенную ценность.

### **ПРАЩАНИЕ ПЫЛЦЫ В ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ**

Изучение физиологических особенностей пыльцы любого растения необходимо, прежде всего, начинать с проращивания в искусственной среде. Культивируя пыльцу в искусственных средах, мы можем проследить особенности ее роста и получаем действенный способ селекционно-семеноводческой оценки деревьев и лесоводственных мероприятий. С этой точки зрения особенности методики качественного анализа пыльцы очень важны.

Как показали экспериментальные посевы пыльцы ели тьянь-шанской в висячей капле раствора сахара в воде разной концентрации — 2%, 3%, 4%, 5%, 6%, 7% — фертильность пыльцы равняется соответственно: 7,5%, 22,2%, 30,6%, 38,2%,

29,8%, 17,5%. Отсюда видно, что наилучшие результаты дает проращивание пыльцы при 5-процентной концентрации сахара в воде. В питательную смесь надо добавлять 1 процент агар-агара, чтобы всякая капля не растекалась.

### ХРАНЕНИЕ ПЫЛЬЦЫ

В ходе селекционных работ возникает необходимость сохранять пыльцу продолжительный срок (например, при гибридизации разных видов или географических форм ели, когда обнаруживается разница во времени зацветания, из-за большого объема работ или неблагоприятных погодных условий).

Существующие способы и методы хранения пыльцы сводятся к установлению определенного оптимального режима температуры и влажности. В литературе имеются рекомендации по хранению пыльцы в эксикаторах, пробирках, запаянных стеклянных ампулах, холодильниках и т. п. (Богданов П. Л., 1935; Диакону П., 1961; Истратова С. Т., 1961).

Нами испытывались три способа хранения: 1) в пробирках, закрытых ватой; 2) в эксикаторе; 3) в эксикаторе с серной кислотой, помещенном в небольшой земляной погреб глубиной 40 сантиметров. В первом и втором случаях пыльца хранилась в комнатных условиях, температура изменялась от  $+14^{\circ}$  до  $+30^{\circ}$ . В третьем варианте хранения температура все время поддерживалась в пределах от  $+12^{\circ}$  до  $+13^{\circ}$  (терморегулирующее влияние почвы). При хранении по первому и второму варианту фертильность пыльцы оказалась равна: на 31-й день — 50 процентам, а на 38-й день — 0 процентам. При хранении же по третьему варианту на 47-й день — 50 процентам, на 77-й день — 0 процентам. Низкая влажность и невысокая ровная температура способствуют сохранению жизнеспособности пыльцы. Следовательно, в качестве одного из целесообразных методов хранения пыльцы в полевых условиях можно рекомендовать хранение в эксикаторе с серной кислотой, помещенном в земляной погреб на глубину 30—40 сантиметров.

Мы остановились на методике качественного анализа пыльцы с тем, чтобы перейти к выяснению качественных особенностей пыльцы — качеству весовых фракций пыльцы; самоопылению и перекрестному опылению; качеству пыльцы деревьев разного возраста.

## ВЕСОВЫЕ ФРАКЦИИ ПЫЛЬЦЫ

Определенную практическую и научную ценность представляет фракционирование пыльцы ели тянь-шанской. Примером значения фракционирования пыльцы является работа А. М. Манжаса (1940). Опыляя цветки деревьев быстрорастущей формы *Populus Balsamifera* L. фракционированной пыльцой этого же вида, он добился получения гетерозисных растений.

Качество и количество весовых фракций пыльцы ели тянь-шанской исследовались путем отвеивания ее в вертикально установленной трубе. Результаты опытов представлены в таблице 10.

Таблица 10

### Распределение пыльцы деревьев ели на весовые фракции

Весовые фракции, отвеиваемые через 15 сек.	Количество пыльцы в % от общего	Фертильность в %
1-я	44,07	59,8
2-я	30,57	73,8
3-я	20,78	85,7
4-я	4,20	77,8
5-я	0,38	60,0

Как видно из таблицы, пыльца разделяется на весовые категории, причем наиболее тяжелая и легкая пыльца имеет худшее качество, нежели пыльца среднего веса.

## ИНЦУХТ

В случае недостатка пыльцы других деревьев может происходить автогамное опыление (Дылис Н. В., 1948; Проскуряков М. А., 1962). Опыты по самоопылению и перекрестному опылению деревьев ели, произведенные дифференцированно по формам с зелеными и темно-фиолетовыми шишками в 1959 и 1962 гг., показали, что ель тянь-шанская имеет формы, неодинаково отзывающиеся на инцухт (табл. 11).

Таблица 11

Результаты опытов по самоопылению и перекрестному опылению деревьев ели форм с зелеными и темно-фиолетовыми шишками

Вариант опыления	Колич. семян, отобранных для анализа всхожести (шт.)	Форма с зелеными шишками		Форма с темно-фиолетовыми шишками	
		всхожесть семян в песке в % по годам			
		1959 г.	1962 г.	1959 г.	1962 г.
Самоопыление	400	32,9	30,9	2,6	2,0
Перекрестное опыление между формами	400	28,3	—	19,0	—
Перекрестное опыление внутри формы	400	30,9	—	30,3	—

Примечание. В 1959 году для опытов отбиралось по 2 дерева каждой формы, на которых изолировалось по 8 шишек на вариант опыления; в 1962 году — по 3 дерева каждой формы с изоляцией 8 шишек на вариант самоопыления. Морфологический адрес шишек одинаков.

Перекрестное опыление для елей обеих форм дало удовлетворительные результаты. В случае получения семян после инцухта на деревьях с темно-фиолетовыми шишками их всхожесть оказалась незначительной. Деревья же зеленошишечной формы ели относительно автофертильны (самоплодовиты). Средняя всхожесть семян после инцухта при посеве в песок для деревьев формы с темно-фиолетовыми шишками изменялась в пределах 2—2,6 процента, а для формы с зелеными шишками — в пределах 30,9—30,3 процента. При этом в опытах 1959 и 1962 годов использовались разные деревья. Следовательно, для ели тьянь-шанской можно различать две формы по отношению к перекрестному опылению: ксеногамную (с темно-фиолетовыми шишками) и автофертильную (с зелеными шишками).

Необходимо отметить, что деревья зеленошишечной формы встречаются гораздо реже. В роли же семенников чаще

всего оставляют деревья с темно-фиолетовыми шишками, самоопыление которых дает некачественные семена и депрессивные всходы.

### ЗАВИСИМОСТЬ КАЧЕСТВА ПЫЛЦЫ ОТ ВОЗРАСТА ДЕРЕВЬЕВ

Качество пыльцы в зависимости от возраста материнских деревьев было выяснено путем прямого и реципрокного скрещивания разновозрастных деревьев и последующего анализа всхожести семян.

Таблица 12

Всхожесть семян в зависимости от возраста скрещиваемых деревьев

Возраст материнских деревьев	До 30 лет			100—120 лет			250 лет		
	до 30 лет	100—120 лет	250 лет	до 30 лет	100—120 лет	250 лет	до 30 лет	100—120 лет	250 лет
Всхожесть семян в песке (%) по вариантам опыления	32,5	28,8	12,7	18,6	29,0	23,7	37,8	70,2	22,5
Средняя всхожесть семян материнских деревьев (%)	22,6			23,8			42,1		

Наилучшие результаты для 100—120-летних и 250-летних деревьев дало опыление пыльцой спелых деревьев (всхожесть 70,2%), а для молодых—пыльцой молодых деревьев (32,5%). Самым высоким качеством обладают семена старых деревьев (всхожесть 43,1% в среднем по вариантам); всхожесть семян молодых и спелых деревьев — соответственно 22,6 и 23,8 процента.

Дополнительно были проведены исследования качества пыльцы тех же деревьев методом проращивания в висячей капле питательной смеси (табл. 13).

Как видно из таблицы, фертильность пыльцы молодых деревьев почти в два раза ниже, чем спелых и старых.

Таким образом, лабораторный анализ качества пыльцы может быть использован лишь для приближенной оценки ка-



Таблица 13

**Фертильность пыльцы  
в зависимости от  
возраста деревьев  
(данные 1961 г.)**

Возраст деревьев (лет)	Фертиль- ность пыльцы в %
30	49,2
100—120	81,7
250	81,5

чества пыльцы деревьев-опылителей. Для более глубокого изучения качество пыльцы необходимо анализировать по всхожести семян, полученных от опыления. Если этого не делать, то иногда можно прийти к ошибочному выводу. Так, например, по данным анализа фертильности пыльцы методом посева, следует, что деревья 100—120 и 250 лет имеют почти одинаковое качество пыльцы. Опыты же прямого и реципрокного скрещивания разновозрастных деревьев ясно показали, что самым высоким качеством обладает пыльца деревьев 100—120-летнего возраста.

### **СПОСОБНОСТЬ ЖЕНСКИХ ШИШЕК К ОПОЛОДТОВРЕНИЮ**

Для селекционной работы важно знать продолжительность периода, в течение которого женские шишки способны к оплодотворению. Зачастую сроки селекционных работ ограничиваются плохими погодными условиями, объемом работ или, наконец, даже видовыми особенностями скрещиваемых деревьев.

Исследования 1959 года показали, что способность к оплодотворению сохраняется у женских генеративных органов в течение 10—12 дней со времени начала цветения. При этом средний вес шишек падает с 10 до 7 граммов, что свидетельствует о снижении качества семян. Вес шишек, потерявших способность к оплодотворению, снижается до 7—5 граммов (табл. 14). Эти же выводы были подтверждены опытами 1962 года (табл. 15).

Таблица 14

Результаты опытов по установлению продолжительности периода, в течение которого женские шишки способны к оплодотворению (дерево № 3, 1959 г.)

Дата опыления	Количество дней от начала цветения до опыления	Шишки			Размеры семян (мм)		Результаты визуальной оценки семян после взрезывания
		длина (см)	ширина (см)	вес (г)	длина	ширина	
7/VI	4	8,0	3,5	10,320	4,9	2,4	полноценные
15/VI	12	7,2	3,2	7,180	4,7	2,1	полноценные
19/VI	16	7,0	3,0	7,000	—	—	много пустых
1/VII	27	6,4	2,5	5,450	3,2	1,8	все пустые
5/VII	31	6,4	2,5	5,220	3,1	1,6	все пустые

Примечание. Цветение подопытного дерева началось 3 июня.

Таблица 15

Результаты опытов по установлению продолжительности периода, в течение которого женские шишки способны к оплодотворению (дерево № 2—10, 1962 г.)

Дата опыления	Вес 1 000 шт. семян (мг)	Всхожесть семян в песке (%)
1/VI	5 480	61,3
7/VI	5 400	60,0
10/VI	4 160	24,8
18/VI	3 370	12,0
22/VI	2 640	1,0

Примечание. Начало цветения дерева 30 мая.

Из данных таблицы 15 следует, что семена удовлетворительного качества могут быть получены при опылении через 9—10 дней от начала цветения (лабораторная всхожесть до 65%). Последующее опыление давало семена низкого качества. А через 23 дня от начала цветения женские шишки полностью потеряли способность к оплодотворению.

## ПАРТЕНОГЕНИЯ

Изучение развития женских шишек, не подвергнувшихся опылению до конца вегетационного периода, показало, что при отсутствии опыления не происходит простого усыхания женских шишек. Они продолжают расти, развиваться. Средние показатели, характеризующие опыленные и неопыленные шишки по формам ели с зелеными и темно-фиолетовыми шишками, приведены в таблице 16. Данные таблицы показывают, что при отсутствии опыления шишки развиваются меньше нормальных по размеру и весу. Семяпочки шишек при отсутствии оплодотворения яйцеклеток в результате последующего развития дают внешне семяподобные образования, которые по весу в 5 раз легче нормально развитых семян и пустые внутри.

Таблица 16

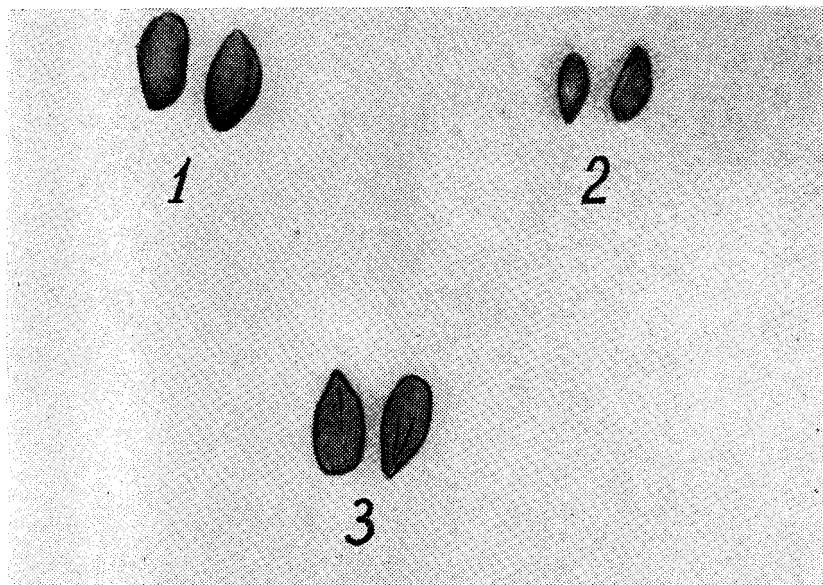
**Размеры и вес женских генеративных органов в зависимости от наличия опыления**

Наличие опыления	Цвет шишек по формам ели	Шишки			Семена		
		длина (см)	ширина (см)	вес без семян (г)	длина (мм)	ширина (мм)	средний вес 100 шт. (мг)
Опыленные	Зеленые	8,2	3,5	12,744	4,5	2,4	630
Неопыленные	Зеленые	7,2	3,1	7,720	3,3	1,6	140
Опыленные	Темно-фиол.	8,0	3,5	10,320	4,9	2,4	600
Неопыленные	Темно-фиол.	6,8	2,7	5,485	3,2	1,8	130

Примечание. Семена измерялись оптическим методом.

Наблюдения за ростом шишек показали, что рост в длину у неопыленных шишек прекращается на 15 дней раньше, чем у нормально опыленных.

На рис. 14 видно, что из семяпочек неопыленных шишек впоследствии развиваются семяподобные образования, по внешнему виду, форме и даже размерам похожие на нормальные семена.



*Рис. 14.* Продольный разрез: 1 и 2 — семяподобные образования, получившиеся из семяпочек в результате их развития без оплодотворения яйцеклеток; 3 — нормально развитые семена.

Результаты изучения шишек, в которых семяпочки развивались без оплодотворения яйцеклеток, позволяют сделать вывод, что для ели тянь-шанской возможна партеногенезия.

### **ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ НОРМА ОПЫЛЕНИЯ**

Известно, что качественное опыление семяпочки происходит при участии большого количества пыльцевых зерен (Бабджанян Г. А., 1947; Бритиков Е. А., 1955, 1957; Голубинский И. Н., 1947; Петров С. А., 1962; Рябов И. Н., 1932; Некрасов В. И., 1961; Михайлов М. А., 1961; Турбин В. Н., 1950). Согласно работам указанных авторов, оплодотворение осуществляется одним пыльцевым зерном, тогда как остальные, создавая благоприятную среду для его прорастания, тем самым активно участвуют в процессе опыления. Такая

особенность опыления подлежит обязательному изучению для любой селекционируемой породы.

Результаты опытов по установлению физиологической нормы опыления для ели тянь-шанской приведены в таблице 17.

Таблица 17

Результаты опытов по определению физиологической нормы опыления (1963 г.)

Вариант опыления шишек дерева №2	Вес 1 000 семян (мг)	Процент пустых семян
----------------------------------	----------------------	----------------------

Опыление смесью пыльцы в пропорции на одну шишку: пыльца 3 колосков дерева № 2 плюс пыльца с дерева № 1 в количестве по вариантам:

1 колосок	не удался	
1/2 колоска	6 360	18
1/5 колоска	5 840	28
1/10 колоска	5 540	53
1/20 колоска	4 700	38
1/50 колоска	3 800	68

Опыление смесью пыльцы на одну шишку: пыльца с дерева № 1 в количестве по вариантам:

1 колосок	5 260	27
1/2 колоска	4 850	31
1/5 колоска	4 580	59
1/10 колоска	3 910	66
1/20 колоска	3 330	82
1/50 колоска	3 040	81

Перекрестное опыление избыточным количеством пыльцы с дерева № 1

Избыток пыльцы	5 620	23
----------------	-------	----

Сравнивая табличные данные, можно видеть, что чисто перекрестное опыление дало по всем вариантам худшие результаты как по весу 1000 штук семян, так и по проценту пустых, чем перекрестное опыление в смеси со своей пыльцой. Наилучшие результаты показало опыление в соотношении количества пыльцы 1/2 колоска чужого дерева и избытка своей пыльцы.

Присутствие своей и чужой пыльцы, характерное для опыления в природе, повышает качество семян вследствие усиления физиологической разнокачественности объединяющихся половых элементов (см. также Е. А. Бритиков и Р. Н. Петропавловская, 1954).

Таким образом, физиологической нормой опыления для одной женской шишки следует считать количество пыльцы половины мужского колоска.

Эти выводы не противоречат заключению многих советских ученых о том, что чем больше пыльцы участвует в опылении, тем более высоким качеством обладают полученные семена (Бабаджанян Г. А., 1947; Голубинский И. Н., 1947; Медведева Г. Я., 1956, и др.). Отрицательного действия большого количества пыльцы подобно тому, что было замечено у грецкого ореха (Кавецкая А. А. и Токарь А. О., 1963), не наблюдалось.

## **ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ БИОЛОГИИ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ ЕЛИ ТЯНЬ-ШАНСКОЙ**

### **ОБСЕМЕНЕНИЕ ВЫРУБОК**

Неудовлетворительное состояние возобновления лесосек насаждений лиственницы, сосны и ели уже неоднократно подвергалось специальному изучению. Чтобы убедиться в этом, достаточно ознакомиться с работами Гурикова Д. Е. (1960), Дылиса Н. В. (1948), Некрасовой Т. П. (1958 и 1962), Петрова С. А. (1962), Печенкиной О. В. (1960) и др.

В основу исследований по одним породам (например, ели тянь-шанской) положено изучение динамики распространения семян, естественного возобновления лесосек, влияния способов рубок на возобновление и пр., т. е. превалирует изучение результатов плодоношения. В отношении же других пород (например, лиственницы, Дылис Н. В., 1948) сделаны удачные опыты по изучению особенностей биологии цветения как основы плодоношения. И тот и другой путь, несомненно, правильны, но должны применяться в комплексе.

Поскольку одна часть задачи по изучению ели тянь-шанской уже выполнена, в программу данной работы входило рассмотрение вопроса с позиции биологии цветения.

Обращают на себя внимание указания некоторых авторов на низкое качество семян деревьев-семенников. Так, по данным Кищенко Т. И. и Виликайнен М. И. (1957), следует (табл. 18), что пустых семян у еловых семенников на 5 процентов больше, чем у деревьев в насаждении. То же самое можно сказать в отношении загнивших и непроросших семян.

Таблица 18

**Всхожесть и энергия прорастания семян ели (в %) из шишек древостоев и обсеменителей (по данным 1954 г.)**

Объект исследования	Лабораторная всхожесть	Энергия прорастания	Пустые семена	Загнившие семена	Непроросшие семена
Ели в древостое	47,4	26,3	27,6	10,0	15,0
Еловые семенники	33,0	5,8	32,0	17,8	17,2

Как следствие, авторы наблюдали снижение всхожести семян семенников на 14,4 процента по сравнению с деревьями насаждений. Увеличение процента пустых семян на семенниках (на 7%) отмечает также Кузьмин И. А. (1961) и др. Естественно, что подмеченное явление ориентировало наши исследования именно в направлении анализа биологических особенностей плодоношения семенников ели тянь-шанской.

Как показали результаты анализа (табл. 19), качество семян деревьев-семенников в два-полтора раза ниже качества семян деревьев насаждения. Чем же объяснить это явление?

Данные наших опытов по изучению качества семян деревьев участков насаждения, изреженных до полноты 0,5, 0,3, 0,1, показали, что в условиях достаточной обеспеченности пылью высшим качеством обладают семена деревьев при полноте 0,1. Следовательно, изменение экологической обстановки вокруг оставляемых деревьев-семенников должно способствовать повышению качества их семян.

Таблица 19

Сравнительная характеристика качества семян деревьев, расположенных в насаждении, и семенников (пробная площадь в ущ. Умбетсай, 2 300 м над ур. м., 1961г.)

№ дерева	Энергия прорастания за 7 дней (%)	Лабораторная всхожесть семян за 20 дней (%)
	В насаждении (полнота 0,6):	
1	34	45
2	50	56
3	59	72
4	53	56
	Семенники:	
5	29	32
6	16	23
7	25	34
8	30	38

Таким образом, причина низкого качества семян одиночных семенников вероятнее всего заключается в неудовлетворительном опылении семяпочек.

Влияние пыльцы на процесс опыления семенников находится в связи с двумя факторами: 1) качеством и 2) количеством пыльцы, участвующей в опылении.

Сопоставим данные таблицы 10 с результатами исследования динамики распространения пыльцы от кулисы на лесосеке (рис. 13). Семенники будут опыляться пыльцой высшего качества (средняя весовая фракция), поскольку из-за малого веса она распространяется на большие расстояния, чем тяжелая, но низкофертильная пыльца. Следовательно, влияние качества пыльцы отпадает.

Можно предположить недостаток пыльцы при опылении. В случае недостатка пыльцы для перекрестного опыления происходит автогамное опыление семенников: полностью или частично. Опыты получения семян после инцухта показали, что при инцухте деревьев формы с темно-фиолетовыми шишками (превалирующая форма ели) семена почти не имеют



всхожести. Динамика распространения пыльцы от кулисы в направлении северного и южного склонов (см. рис. 13) подтверждает, что главная причина плохого качества семян семенников — недостаток в пыльце для опыления. Северное направление преобладающих дневных ветров и отвод лесных кулисы только по гребню хребта, то есть с подветренной стороны лесосек, приводит к бесполезной гибели пыльцы на безлесном южном склоне, в то время как она необходима для опыления семенников. Этому же способствует существующая практика оставления семенников с размещением в 40 и более метров друг от друга.

Исследования свойств пыльцы, а также данные метеорологических наблюдений и физиологических опытов приводят нас к выводу о том, что в целях наилучшего обеспечения семенников пыльцой необходимо оставлять при рубках кулисы леса не только на хребте, но и посередине или у основания склона.

Опыты по установлению физиологической нормы опыления и изучению динамики распространения пыльцы на лесосеке делают возможным биологически обоснованный расчет расстояния между одиночными семенниками на лесосеке. Как видно из рис. 13, даже при неблагоприятном преобладающем направлении ветра (северный склон) на расстоянии 20 метров от источника в воздухе содержится 15,7 процента всего количества пыльцы. Предположим, что мы имеем два семенника, на одном из которых условно находится пыльца 4,8 мужского колоска, а на другом — одна женская шишка. Такое соотношение мужских и женских генеративных органов взято потому, что на среднем по плодоношению дереве (по подсчетам автора, сделанным на 18 модельных деревьях) число мужских колосков преобладает над числом женских шишек в среднем в 4,8 раза.

При расстоянии между семенниками в 20 метров первого дерева достигает 15,7 процента пыльцы, образовавшейся на втором дереве. Если 4,8 мужского колоска составляет 100 процентов, то 15,7 процента соответствует 0,75 колоска. Следовательно, опыление женских шишек будет осуществляться в соотношении 75 процентов пыльцы мужского колоска на одну женскую шишку.

Как было установлено, качественные семена получаются при опылении по норме: половина количества пыльцы муж-

ского колоска на одну женскую шишку (см. табл. 17, данные 1963 г.). Поэтому расстояние в 20 метров между семенниками вполне приемлемо. Таким образом, при расстоянии между семенниками в 20—25 метров можно гарантировать, что семяпочки будут обеспечены пылью.

Для расчетов взят неблагоприятный случай. Однако целый ряд факторов может положительно влиять на количество пылицы, участвующей в опылении: 1) наличие других рядом стоящих семенников, 2) наличие кулис леса по границам лесосек, 3) большая скорость ветра. Тем не менее, лесовод обязан обеспечить лесосеки качественным семенным материалом, независимо от случайных лабильных факторов. Поэтому расстояние между семенниками должно устанавливаться, исходя из жестких требований.

Таким же образом можно проанализировать степень обеспеченности пылью семяпочек у семенников ели при размещении 40×40 метров. Это размещение практически встречается на лесосеках чаще всего. Как видно из рис. 13, на расстоянии 40 метров содержится 9,8 процента всего количества пылицы источника. Следовательно, для предыдущего примера с двумя деревьями-семенниками опыление будет происходить в соотношении 47 процентов пылицы мужского колоска на одну женскую шишку. Из опыта по определению физиологической нормы опыления следует, что такая норма опыления уже недостаточна для получения семян высокого качества, так как находится ниже границы, при которой можно получить хорошие результаты.

Итак, чтобы обеспечить качественное ксеногамное опыление семенников на лесосеках, необходимо идти по пути рационального размещения невырубаемых кулис и деревьев-семенников. Исходя из расстояний, на которые распростирается основная масса пылицы, и результатов опыта по определению физиологической нормы опыления, семенники правильнее всего размещать через 20—25 метров (25 семенников на 1 га). Это мероприятие, наряду с кулисами вверху и внизу склона, будет гарантировать перекрестное опыление семенников.

Следует отметить, что повсеместное оставление одиночных семенников для ели как породы буреломной и ветроваемой производится неправильно, хотя и является широко распространенным на практике. Однако в некоторых слу-

чаях, когда вследствие благоприятных почвенных условий деревья имеют якорные корни или когда вследствие особенностей рельефа в ущелье не бывает сильных ветров, одиночные семенники хорошо сохраняются.

Наиболее целесообразным вариантом оставления семенников нужно считать биогруппы из 6—7 деревьев. Такие биогруппы легче противостоят ветрам, а составляющие их деревья хорошо переопыляются даже при слабом ветре и дают семена высокого качества.

Какова же должна быть возрастная структура деревьев, представляющих биогруппы семенников? Результаты опытов по выяснению зависимости качества пыльцы от возраста материнских деревьев позволяют рекомендовать в составе биогрупп семенников оставлять деревья 100—250-летнего возраста. Молодые же, недавно вступившие в фазу плодоношения деревья, имеют пыльцу с низкой фертильностью и будут отрицательно влиять на процесс опыления. Кроме того, деревья рекомендуемого возраста дают большее количество семян.

Оставление семенников — дело исключительно важное, но это всего лишь одна сторона вопроса. Чтобы максимально использовать возможности обсеменения вырубаемой площади, лесоводы должны назначать рубки с учетом наступления семенных лет. Только тогда на лесосеке будет удовлетворительное возобновление. Эта задача может быть значительно облегчена использованием предлагаемого ниже способа прогнозирования урожая.

### ПРОГНОЗ СЕМЕНОШЕНИЯ

Прогнозирование будущего урожая в практике лесного хозяйства необходимо для планирования работ по заготовке семян, планирования конкретных сроков примыкания лесосек, от которых зависит их возобновление, и проектирования мероприятий по содействию естественному возобновлению.

До 1950 года виды на урожай семян устанавливались по фенологическим наблюдениям лесхозов, которые были очень несовершенны и зачастую ошибочны. Поэтому в 1950 году Министерство лесного хозяйства СССР использовало для

определения урожая семян своих уполномоченных. Но результаты их работы оказались настолько плохими, что пришлось аннулировать все составленные акты об урожайности (Старченко И. И., 1951). Вопрос прогнозирования до сих пор остается неразрешенным.

В чем же заключается основная причина неудач? Главным образом в том, что все известные науке и практике лесоводства методы обладают целым рядом недостатков, в значительной степени затрудняющих организацию прогнозирования, а также достижение точных результатов.

Впервые возможность прогноза урожая семян по обилию цветения (для сосны) была указана в 1912 году Ренваллом А. (Renvall A., 1912). В дальнейшем этому посвятила свои труды целая плеяда русских и зарубежных ученых (Яшнов Л. П., 1928; Горчаковский П. Л., 1947; 1958; Гиргидов Д. А., 1961 а, 1961 б; Молчанов А. А., 1949, 1950; Некрасова Т. П., 1957 а, 1957 б; Котелова К. В., 1956; Пятницкий С. С., 1951; Проказин Е. П., 1953; и многие другие). Все предлагаемые методы прогнозирования можно поделить на три принципиально отличающиеся группы:

1) прогноз будущего урожая по количеству заложенных цветочных почек;

2) прогноз урожая по данным метеорологических наблюдений: по температуре, влажности воздуха и т. п.;

3) прогноз по «периодичности» семенных лет.

Методы первой группы наиболее точны, так как базируются на подсчете общего количества генеративных почек (мужских или женских), содержащихся на модельных деревьях, или генеративных почек на модельных ветвях. Выполнение такой работы требует квалифицированного руководства и исполнителей, исключительного внимания, детального знания морфологии генеративных органов, много времени, рубки большого количества модельных деревьев (до 20 шт.). Все это исключает стационарные наблюдения над одними и теми же деревьями, расстраивает насаждения и приносит материальный ущерб.

Вторая группа методов основывается на прогнозировании урожая по метеорологическим данным: влажности или температуре воздуха в период закладки почек или по обоим показателям вместе. Этот способ прост, но обладает большим недостатком: отсутствием конкретной цифровой оценки бу-

дущего урожая. Кроме того, он еще очень слабо разработан. Некоторые его варианты вызывают сомнение, так как полагаются лишь на климатические и погодные факторы, не принимая во внимание особенностей деревьев.

Наконец, способ прогнозирования урожая по периодичности наступления урожайных лет имеет в своей основе неправильное утверждение о существовании явления закономерной «периодичности урожаев». В отношении многих лесных пород это положение уже неоднократно подвергалось критике (см. выше). Путем анализа роста и развития деревьев ели тянь-шанской в связи с влиянием метеорологических факторов и условий минерального питания в данной работе оказалось возможным доказать, что и в случае с елью тянь-шанской также нет никаких оснований говорить о закономерной периодичности урожаев.

Существующее положение с прогнозированием урожая древесных пород вызвало необходимость разработки простого, но достаточно точного и доступного практике лесного хозяйства метода прогнозирования. Предлагаемый в данном разделе способ прогноза явился одновременно следствием и проверкой правильности исследований по биологии цветения и плодоношения ели тянь-шанской, изложенных в предыдущих разделах.

Как мы уже видели, условия минерального питания отражают состояние плодоношения деревьев в зависимости от их возраста, местоположения и влияния погодных факторов. Подмеченная закономерность особенно четко выражена для фосфора. Это обстоятельство позволило разработать биоаналитический способ прогнозирования урожая деревьев, в основе которого лежит математическая обработка данных динамики фосфорного питания. Фосфор выбран в качестве показателя будущего урожая не только по причине его четко выраженной взаимосвязи с состоянием плодоношения дерева, но и потому, что в метаболических процессах участвуют большие количества фосфора, которые довольно просто установить с помощью колориметрического метода и реактивов, рекомендуемых широко распространенной в сельском хозяйстве лабораторией Магницкого. Несомненно, что даже мельчайшие количества других макро- и микроэлементов, имеющих в растении, играют так же, как и фосфор, огромную роль. Однако суммарные поправки, которые можно ввести

в расчеты, позволяют это учитывать. Использовать же для целей прогнозирования микроэлементы затруднительно, потому что установить точное их количество в растении можно лишь с применением дорогостоящего, сложного оборудования (пламенной фотометрии и т. п.). В таком случае метод прогноза не будет иметь производственного значения.

Подтверждением правильности выбранного пути исследования являются также работы советских и зарубежных физиологов, которыми установлено, что фосфор принимает исключительно активное участие в процессах обмена веществ растений и особенно в образовании и закладке генеративных органов.

Изучение динамики содержания минерального соединения фосфора в клеточном соке хвои деревьев ели тянь-шанской показало, что в период вегетации (май — июнь) клеточный сок содержит наименьшее количество фосфора (рис. 11). В период закладки цветочных почек будущего года (август — сентябрь) содержание этой формы — наивысшее при условии, если ожидается хороший урожай, или поддерживается на том же уровне, если ожидается неурожай. В период закладки цветочных почек вегетация также продолжается. Поэтому, допуская некоторую погрешность, можно предполагать, что разность в содержании фосфора по вышеуказанным периодам даст представление о количестве фосфора, предназначенном деревом для закладки и формирования цветочных почек. Эта разность может быть использована как критерий предстоящего урожая шишек и семян.

Следуя таким рассуждениям, метод прогноза урожая сводился бы к элементарному делению количества фосфора, предназначенного растением для формирования цветочных почек, на количество фосфора, приходящегося на одну почку. Последнее можно высчитать эмпирическим путем. Однако не все так просто, как кажется на первый взгляд.

Обеспеченность деревьев элементами минерального питания еще не достаточный фактор для того, чтобы они имели высокий уровень плодоношения. Гораздо важнее то, с какой интенсивностью используются запасы питательных веществ. Чтобы понять это, достаточно сравнить одновозрастные деревья верхнего и среднего пояса гор (табл. 2). Интенсивность цветения и плодоношения зависит от активности метаболических процессов, которая, в свою очередь, зависит от воз-

раста, наследственных особенностей и экологических условий местопроизрастания (главным образом температуры и освещенности). Поэтому любые два дерева с одинаковым содержанием фосфора в клеточном соке в силу вышеуказанных причин для образования одной женской генеративной почки вынуждены использовать различное количество данного элемента.

Количество фосфора, которое потребляется каждым деревом при закладке одной женской генеративной почки, для удобства рассуждений назовем **частным индивидуальным расходом фосфора** на закладку одной женской генеративной почки, а количество фосфора, предназначенного для формирования всех генеративных почек дерева, назовем просто **общим индивидуальным расходом фосфора**. Оно равняется разности между количеством фосфора в соке в период закладки цветочных почек ( $P_{\text{общ}}$ ) и количеством фосфора в соке хвои в период вегетации дерева ( $P_{\text{рост}}$ ).

Разработка единого принципа оценки урожая деревьев разного возраста, условий местоположения, индивидуальных особенностей требует отражения конкретного состояния плодоношения деревьев в таких единицах, которые были бы равноценны при сравнении. Это объясняется тем, что, как указывалось выше, количество индивидуального фосфора, приходящегося на одну генеративную почку, для каждого дерева различно. Чтобы добиться требуемой выравненности в цене единицы измерения содержания фосфора, необходимо ввести поправки на все те условия, которые имеют в данном случае влияние. Искомую единицу было бы правильнее назвать **условным расходом фосфора**. Количество условного фосфора, приходящегося на одну генеративную почку, должно быть одинаковым для всех подопытных деревьев. Только тогда, в результате пересчета содержания индивидуального фосфора в единицы условного фосфора, можно будет дать объективную оценку и сравнение интенсивности цветения и плодоношения будущего года для любых деревьев, то есть решить вопрос прогноза.

Перевод индивидуального содержания фосфора каждого дерева в условные единицы может быть осуществлен путем введения такой поправки суммарного характера, которая учитывала бы реакцию дерева на условия его освещенности, окружающей температуры, возрастные особенности, наслед-

ственные качества, отражающиеся на активности использования фосфора для внутренних процессов обмена в дереве.

Производимая в расчетах поправка на индивидуальные особенности деревьев в отношении расхода фосфора при закладке генеративных почек не должна менять смысла и значения общего содержания фосфора, а лишь переводить его в условные единицы. Каким же способом можно выразить такую поправку?

Результативность использования запасов фосфора клеточного сока у каждого дерева, как уже указывалось (в разделе о минеральном питании), зависит от температуры воздуха, освещенности кроны, возраста, наследственных качеств и т. п. Характер действия этих факторов, в свою очередь, четко отражается на размерах прироста дерева по диаметру. Между указанными величинами наблюдается тесная корреляция (Aichmüller R., 1962; Смирнов В. В., 1961 а, 1961 б; Jarewitsh W., 1961; Suter Guido, 1961, и др.). Рост растения и фосфорный обмен — также связанные величины (Аболина Т. И., 1949; Богданова Г. Л., 1962; Гулидова И. В., Цельникер Ю. Л., 1962; Озеров Г. В., 1949; Слухай С. И., 1959; Сытник К. М., Мусатенко Л. И., 1962; Щербаков А. П., 1951). Установленная связь между фосфорным обменом, ростом и, наконец, влиянием экологических условий существования, возраста, наследственных качеств и т. п. позволяет по изменению одной из сторон судить об изменчивости другой. Поэтому, если деревья имеют одинаковое содержание фосфора в клеточном соке хвои, то при большей активности использования фосфора в реакциях у какого-либо дерева, а следовательно, и более благоприятном сочетании упомянутых факторов, будет наблюдаться и большой прирост. Факторы, регулирующие расход фосфора, будут действовать в пределах дерева пропорционально как для процессов плодоношения, так и для процессов увеличения массы дерева (вегетации).

Таким образом, при формировании генеративных почек дерево вынуждено расходовать фосфор с активностью, пропорциональной той, которую оно обнаруживает при образовании единицы прироста. Чтобы учесть эту активность в случае с характеристикой плодоношения, достаточно уменьшить количество индивидуального фосфора, содержащееся в клеточном соке ( $P_{\text{общ}} - P_{\text{рост}}$ ), соответственно активности, с которой деревья потребляют фосфор при вегетативных



процессах. А именно: пропорционально количеству фосфора, потребляемому деревом на образование единицы годового прироста (коэффициент  $K_1$ ). После этого можно будет считать цену значения единицы фосфора в 1 килограмме клеточного сока относительно одинаковой для всех изучаемых деревьев (слово «относительно» употреблено потому, что пока еще невозможно учесть все необходимые поправки). Количество потребления фосфора, вычисленного в условных единицах, на образование одной генеративной почки будет равноценным для всех подопытных деревьев.

Перерасчет содержания индивидуального фосфора в соке дерева, определяемого в предыдущий прогнозируемому год, в условный представляется возможным выразить следующей формулой:

$$P_{\text{усл}} = \frac{(P_{\text{общ}} - P_{\text{рост}}) \times B}{K_1},$$

где

$P_{\text{усл}}$  — количество условных единиц фосфора;

$P_{\text{общ}}$  — максимальное содержание фосфора (в  $\frac{\text{мг}}{\text{кг}}$ ) в клеточном соке хвои ветвей женского генеративного яруса кроны дерева в период закладки генеративных почек (июль—август месяцы за предыдущий оцениваемому год);

$P_{\text{рост}}$  — минимальное содержание фосфора в клеточном соке хвои за период роста (май—июнь предшествующего оцениваемому года) — характеризует потребность деревьев в фосфоре для роста;

$K_1$  — коэффициент, дающий поправку на активность потребления фосфора;

$B$  — боковая поверхность кроны, условно определяемая по формуле конуса.

Как видим, операции расчетов по формуле достаточно просты и доступны. Общее максимальное содержание фосфора ( $P_{\text{общ}}$ ) отражает количество фосфора в ветвях генеративного яруса кроны в момент закладки цветочных почек будущего года.  $P_{\text{общ}}$  включает в себя количество фосфора, потребляемое растением на поддержание роста и, кроме того, на закладываемые генеративные почки. Индивидуальное количество фосфора любого дерева, потребляемое им только

на закладку генеративных почек, равняется разности между  $P_{\text{общ}}$  и тем количеством фосфора, которое потребляется деревом для ростовых процессов ( $P_{\text{рост}}$ ). Вычислив индивидуальное количество фосфора для каждого подопытного дерева, необходимо сделать поправки на  $K_1$ , чтобы перевести индивидуальное содержание фосфора каждого дерева ( $P_{\text{общ}} - P_{\text{рост}}$ ) в условные единицы. Поправка  $K_1$  вводится путем деления величины общего индивидуального расхода фосфора ( $P_{\text{общ}} - P_{\text{рост}}$ ) в  $\frac{\text{мг}}{\text{кг}}$  на количество  $P_{\text{рост}}$ , приходящееся на единицу прироста по диаметру ствола (в мм) на высоте 1,3 метра от его основания. Искомое содержание фосфора получается в условных единицах, имеющих относительно одинаковую цену для всех деревьев.

Поскольку для определения количества фосфора используется метод Магницкого К. П., то содержание фосфора  $P_{\text{общ}}$  и  $P_{\text{рост}}$  должно получаться в миллиграммах фосфора на 1 килограмм сока. Концентрация фосфора в клеточном соке, как уже говорилось, позволяет судить о состоянии дерева, готовности его к той или иной фазе, интенсивности процессов фосфорного обмена, отражающих репродуктивную зрелость. Однако эта величина измерения, естественно, еще не дает представления об общем объеме фосфора для дерева в целом, так как размеры деревьев различны и, следовательно, суммарное содержание фосфора в растении будет также различным. Общее количество закладываемых на будущий год генеративных почек зависит от суммарного содержания фосфора в клеточном соке дерева. Понятно, что суммарное количество фосфора будет тем больше, чем больше клеточного сока содержится в дереве и, следовательно, чем больше масса дерева. В свою очередь, масса дерева и боковая поверхность кроны — тесно связанные величины. Из этих соотношений, а также еще и потому, что боковая поверхность кроны — это поверхность дерева, продуцирующая генеративные почки, в расчетах предлагается делать на нее поправку. Поправка вводится путем умножения количества условных единиц фосфора в 1 килограмме клеточного сока данного дерева на размер боковой поверхности этого же дерева. В результате получается величина, пропорциональная общему содержанию условного фосфора в клеточном соке хвои данного дерева.

В таблице 20, составленной по данным 1961 года, приводится образец расчета содержания условного фосфора для различных деревьев (всего 19 деревьев разных возрастов, местоположения и качества).

Изучение связи между количеством условного фосфора, вычисленного по прилагаемой формуле, и числом шишек в натуре, позволило установить очень тесную корреляцию, граничащую с функциональной зависимостью (табл. 21). Это дает возможность предложить следующую формулу для определения будущего урожая деревьев:

$$N_{\text{ш}} = P_{\text{усл}} : R_{\frac{y}{x}},$$

где  $N_{\text{ш}}$  — прогнозируемое число шишек с одного дерева;

$P_{\text{усл}}$  — количество условного фосфора, определяемое по формуле;

$R_{\frac{y}{x}}$  — регрессия  $y$  (количество условного фосфора) по  $x$  (количество шишек).

Подсчет числа шишек подопытных деревьев с помощью формулы показан в таблице 20.

Сравнивая расчетные данные с данными, полученными в натуре, мы видим, что они в большинстве случаев очень схожи. Но для некоторых деревьев наблюдается разница в показаниях. Причины такого несоответствия, по всей вероятности, заключаются в следующем: биометрическая обработка результатов проводилась для числа шишек на деревьях (контроль) и расчетного количества цветочных почек, а не по числу генеративных почек в натуре, некоторые из которых до превращения в шишки могли оказаться недоразвитыми, переродиться в побеги или просто быть уничтоженными лесными птицами и животными (белкой, кедровкой и т. п.). К сожалению, избежать этих обстоятельств практически очень трудно. Кроме того, вероятно, не были учтены все возможные и нужные поправки при расчетах.

Проверка правильности предлагаемой методики прогнозирования была осуществлена в 1962 году. Данные прогноза на 1963 год, по материалам химического анализа клеточного сока прежних модельных деревьев, подтвердились. В таблицах 22, 23, 24 приводятся результаты прогноза, анализ коррелятивной связи количества условного фосфора и числа ши-

Таблица 20

Содержание условного фосфора в соке деревьев и прогноз урожая, по данным химического анализа количества индивидуального фосфора (1961 г.)

№ деревьев	Возраст (лет)	Число шишек в натуре по годам		Р <sub>обц</sub> (мг/кг)	Р <sub>рост</sub> (мг/кг)	Боковая поворачиваемость кроны (м <sup>2</sup> )	Прирост 1961 г. (мм) по диаметру ствола на высоте 1,3 м от основания	Коллич. Рост на единицу прироста К <sub>1</sub>	Р <sub>усл</sub> (мг/кг)	Расчетное число шишек, прогнозируемое на 1962 г. по формуле
		1961	1962							
1	100	81	16	350	160	132,4	7,5	21,3	1 180,14	44
2	97	316	70	330	150	207,9	8,5	17,6	2 126,35	80
3	103	275	16	350	160	159,3	8,5	18,8	1 609,94	60,6
4	65	43	0	120	100	88,8	3,7	27,0	65,78	2,4
10	65	69	0	120	100	103,9	4,5	22,2	93,60	3,5
11	70	134	2	160	90	93,8	5,0	18,0	364,78	13,7
12	200	108	23	350	160	262,1	3,4	47,1	1 057,30	39,8
13	150	123	9	350	180	185,8	7,5	24,0	1 316,08	49,4
14	200	97	14	340	170	292,9	2,6	65,4	761,36	28,5
15	90	106	25	80	40	142,6	6,5	6,2	920,00	34,6
16	90	96	35	160	60	139,6	9,0	6,7	2 083,58	78,3
17	120	317	23	150	80	229,7	7,5	16,0	1 004,94	37,7
18	120	221	44	160	80	221,9	6,5	12,3	1 443,25	54,3
19	90	47	1	150	90	126,6	8,5	10,6	716,60	26,9
20	110	169	2	120	80	162,4	7,5	10,7	64,96	2,4
21	90	43	24	150	80	131,8	7,0	12,9	715,19	26,9
22	90	193	6	160	90	103,9	10,0	9,0	808,11	30,4
23	94	23	6	160	90	183,7	5,5	16,4	784,09	29,5
24	84	76	23	180	60	99,5	7,5	13,3	897,74	33,8

шек в натуре по деревьям, а также числа шишек в натуре и расчетного. Как видно из таблицы 24, коэффициент корреляции прогнозируемого числа шишек и их количества в натуре равен 0,8281. Для количества условного фосфора и числа шишек в натуре коэффициент корреляции равен даже 0,9433 (табл. 23). Это свидетельствует о наличии тесной связи между анализируемыми показателями, причем практически важной особенностью данной связи является то, что она обнаруживалась в течение всех лет изучения. Последнее обстоятельство указывает на производственную ценность методики прогнозирования. И хотя еще есть необходимость ее углубле-

## Расчет степени корреляции интенсивности цветения и содержания условного фосфора

№ деревьев	Число пиццек при подсчете в натуре 1962 г. (x)	Колич. условного фосфора (Р <sub>усл</sub> ) по данным 1961 г. (y)	a <sub>x</sub>	a <sub>y</sub>	a <sub>x</sub> <sup>2</sup>	a <sub>y</sub> <sup>2</sup>	a <sub>x</sub> · a <sub>y</sub>	
							+	-
1	16	1 130	- 1,84	+ 184,53	3,39	34 051,32	-	339,53
2	70	2 126	+52,16	+ 1 80,53	2 720,67	1 393 651,08	61 576,44	-
3	16	1 610	- 1,84	+ 664,53	3,39	441 600,12	-	1 222,74
9	0	66	-17,84	+ 879,47	318,27	773 467,48	15 689,74	-
10	0	94	-17,84	+ 851,47	318,27	725 001,16	15 190,22	-
11	2	365	-15,84	+ 580,47	350,91	336 945,42	9 194,64	-
12	23	1 057	+ 5,16	+ 111,53	26,63	12 438,94	575,49	-
13	9	1 316	- 8,84	+ 370,53	78,15	137 292,48	-	3 275,49
14	14	761	- 3,84	+ 184,47	14,75	34 029,18	708,36	-
15	25	920	+ 7,16	- 25,47	51,27	648,72	-	182,37
16	35	2 084	+17,16	+ 1 138,53	294,47	1 296 250,56	19 537,17	-
17	23	1 005	+ 5,16	+ 59,53	26,63	3 543,82	307,17	-
18	44	1 443	+26,16	+ 497,53	684,35	247 536,10	13 015,38	-
19	1	717	-16,84	+ 228,47	283,59	52 198,54	3 847,43	-
20	2	65	-15,84	+ 880,47	250,91	775 227,42	13 946,64	-
21	24	715	+ 6,16	- 130,47	37,95	53 116,42	-	1 419,70
22	6	808	-11,84	+ 237,47	140,19	18 898,00	1 627,64	-
23	6	784	-11,84	+ 161,47	140,19	26 072,56	1 911,80	-
24	23	898	+ 5,16	- 47,47	26,63	2 253,40	-	244,95
								6 684,78

$$M_x = 17,84$$

$$\sigma_x = 17,26$$

$$M_y = 945,47$$

$$\sigma_y = 578,70$$

$$\Sigma a_x^2 = 5 670,61$$

$$r = 0,792 729$$

$$\Sigma a_y^2 = 6 364 222,72$$

$$m_r = \pm 0,085 \quad t = 9,329$$

$$\Sigma a_x \cdot a_y = 150 443,34$$

$$R_x = \frac{0,02366}{y}$$

$$R_y = \frac{26,59}{x}$$

Расчет по прогнозу числа шишек на 1963 год

№ деревь- ев	Робщ (мг/кг) за 1962 г.	Рост (мг/кг) за 1962 г.	Боковая поверх. кроны Б (м <sup>2</sup> )	Средн. прирост диаметра за 10 лет (мм)	Колич. Рост на едини- цу при- роста, К <sub>1</sub>	Р <sub>усл</sub> (мг/кг)	Число пишек прогнози- р. (шт.) на 1963 г.	Число пишек фактиче- ское (шт.) в 1963 г.
1	440	160	132,3	9,4	17,02	2 179,05	52, 3	82
2	430	120	207,9	9,0	13,33	4 834,88	181,83	214
3	480	160	159,3	8,8	18,18	2 803,96	105,45	228
15	320	80	142,6	8,4	9,52	3 594,96	135,20	78
16	440	80	139,6	8,9	8,99	5 590,21	210,24	308
17	440	80	229,7	9,7	8,25	10 023,27	376,95	260
18	480	60	221,9	7,3	8,22	11 337,96	426,40	480
19	280	80	126,6	9,1	8,79	2 880,55	108,83	98
20	480	70	162,4	9,6	7,29	9 133,61	343,49	288
21	440	80	131,8	8,3	9,64	4 942,50	185,87	196
22	440	120	103,9	10,5	11,43	2 916,50	109,68	96
23	480	40	183,7	5,3	7,55	10 705,69	402,62	284
24	440	120	99,5	6,6	18,18	1 768,89	66,52	96

Всего шишек: 2 704 2 708

ния и уточнения, можно уже сейчас сказать, что первоначальное апробирование прошло успешно.

Следует указать на одну особенность расчетов по прогнозу в 1961 на 1962 и в 1962 на 1963 годы. Вначале для введения поправки на прирост предполагалось использовать данные о приросте дерева за предшествующий прогнозируемый год. Расчет по прогнозу с 1961 года на 1962 год сделан именно по этому принципу. Однако, как показала практика, определение годовичного прироста по диаметру связано с неизбежными случайными ошибками, которые могут повлиять на качество расчетов по формуле. Кроме того, требуется ежегодное определение размеров прироста, что само по себе отнимает время. В расчетах по прогнозу с 1962 на 1963 год автором были использованы данные о среднем текущем приросте за последние десять лет. Как уже говорилось, результаты получились вполне удовлетворительные. Таким образом, ежегодные значения прироста дерева по диаметру являются отражением многолетних изменений в состоянии дерева, экологических условий роста дерева, его возраста, наследствен-

Расчет корреляции количества условного фосфора ( $P_{\text{усл}}$ ) и числа шишек в натуре за 1963 год

№ дубов	Число шишек в натуре в 1963 г. (шт.), $V_x$	Колич. $P_{\text{усл}}$ рассчит. по формулам $V_y$	$a_x$	$a_y$	$a_x^2$	$a_y^2$	$a_x \cdot a_y$	
							+	-
1	82	2 179,05	-126,31	-3 414,18	15 954,22	11 656 625,07	431 245,08	
2	214	4 834,83	+758,35	- 758,35	32,38	575 094,72	-	4 315,01
3	228	2 803,96	+ 19,69	-2 789,27	387,70	7 780 027,18	-	54 920,73
15	78	3 594,96	-130,31	-1 998,27	16 980,70	3 993 082,99	260 394,56	
16	308	5 590,21	+ 99,69	- 3,02	9 938,10	9,12	-	301,06
17	260	10 023,27	+ 51,69	+4 430,04	2 671,86	19 625 254,40	228 988,77	
18	480	11 337,96	+271,69	+5 744,73	73 815,46	38 001 922,77	1 560 785,69	
19	98	2 880,55	-110,31	-2 712,68	12 168,30	7 358 632,78	299 235,73	
20	288	9 133,61	+ 79,69	+3 540,38	6 350,50	12 534 290,54	282 132,88	
21	196	4 942,50	- 12,31	- 650,73	151,54	423 449,53	8 010,49	
22	96	2 916,50	-112,31	-2 676,73	12 613,54	7 164 383,49	300 623,55	
23	284	10 705,69	+ 75,69	+5 112,46	5 728,98	26 137 247,25	386 962,10	
24	96	1 768,89	-112,31	-3 824,34	12 613,54	14 625 576,44	429 511,63	

$$M_x = 208,31 \quad M_y = 5 593,23 \quad \Sigma a_x^2 = 169 406,82 \quad \Sigma a_y^2 = 144 876 096,23 \quad \Sigma a_x \cdot a_y = 4 128 353,68$$

$$\sigma_x = 115,20 \quad \sigma_y = 94,33 \quad r = 0,9433 \quad t = 314,43$$

$$\sigma_{xy} = 2 922,30 \quad m_r = \pm 0,003 \quad R_{\frac{y}{x}}$$

Расчет корреляции числа шишек в натуре и прогнозируемых по данным 1963 года

№ деревь- ев	Число шишек в натуре при под- счете в 1963 г. $V_x$	Кол-во шишек (шт.), рас- чет по формуле $V_y$	$a_x$	$a_y$	$a_x^2$	$a_y^2$	$a_x \cdot a_y$	
							+	-
1	82	52	-126,31	-156	15 954,22	24 336	19 704,36	- 147,94
2	214	182	+ 5,69	- 26	32,38	676		-2 028,07
3	228	105	+ 19,69	-103	387,70	10 609		
15	78	135	-130,31	- 73	16 980,70	5 329	9 512,63	
16	308	210	+ 99,69	+ 2	9 938,10	4	199,38	
17	260	377	+ 51,69	+169	2 671,86	28 561	8 735,61	
18	480	426	+271,69	+218	73 815,46	47 524	59 226,42	
19	98	108	-110,31	-100	12 168,30	10 000	11 031,00	
20	288	343	+ 79,69	+135	6 350,50	18 225	10 758,15	
21	196	186	- 12,31	- 22	151,54	484	270,82	
22	96	110	-112,31	- 98	12 613,54	9 604	11 006,38	
23	284	403	+ 75,69	+195	5 728,98	38 025	14 759,55	
24	96	67	-112,31	-141	12 613,54	19 881	15 835,71	

$$M_x = 208,31 \quad M_y = 208 \quad \Sigma a_x^2 = 169\,406,32 \quad \Sigma a_y^2 = 213\,258 \quad \Sigma a_x \cdot a_y = 158\,866$$

$$\sigma_x = \frac{169\,406,82}{13} = 115,20$$

$$\sigma_y = 128,10$$

$$r = 0,82810$$

$$m_r = \pm 0,087$$

$$t = 9,518$$



ных свойств и, наконец, влияния погодных условий взятого года. Однако отклонения в значении прироста последнего года от среднегодового прироста за последние десять лет **незначительны** и поэтому в расчетах можно пользоваться значением среднего прироста за десять лет.

В таблице 20 для расчетов специально взяты деревья с большой возрастной амплитудой: от 65 до 250 лет. Биометрическая обработка результатов свидетельствует о том, что применение формулы возможно для деревьев самого различного возраста, и при этом наблюдается тесная связь содержания фосфора условного и количества шишек будущего урожая в натуре.

Как показала практика статистической обработки данных химических анализов на содержание фосфора и других элементов в клеточном соке хвои, для получения надежных среднеарифметических данных по группе одновозрастных деревьев достаточно исследовать частую совокупность из шести деревьев. В этом случае вероятность отклонения среднего от истинного значения по таблицам Стьюдента получается менее 0,01.

Чтобы получить представление об урожае шишек какого-либо насаждения в целом, отбирать деревья для прогнозирования необходимо по принципу средних модельных деревьев. Методика расчета параметров среднего модельного дерева общеизвестна. Расчеты осуществляются по данным таксационного описания представителей насаждения, произведенного с учетом интенсивности плодоношения деревьев. Остается выяснить количество средних модельных деревьев, которое необходимо взять в изучаемом насаждении, чтобы получить представление об общем урожае всех деревьев насаждения расчетным способом.

По уже существующим рекомендациям (Ткаченко М. Е., 1956) для этой цели достаточно взять пять модельных деревьев. Поэтому для получения достоверного представления о будущем урожае изучаемого насаждения достаточно сделать химический анализ на фосфор для шести средних модельных деревьев. Однако это будет правильным не во всех случаях. Чтобы убедиться, рассмотрим два примера расчета урожая по шести модельным деревьям в натуре за урожайный и неурожайный годы.

Таблица 25

## Таксационная характеристика модельных деревьев

№ деревь-ев	D <sub>0</sub>	D <sub>1,3</sub>	Высота (м)	Возраст (лет)	Колич. шишек (шт.)	
					1961 г.	1962 г.
1	42,0	32,0	18,1	100	81	14
2	45,5	32,0	18,6	97	316	70
15	45,0	33,0	16,6	90	106	25
16	39,0	32,0	17,6	90	96	35
20	45,0	33,0	17,6	110	169	2
22	46,0	33,0	15,6	90	193	22

Представленный в таблице 26 биометрический расчет подтверждает надежность полученного среднего урожая шишек. Однако, как известно, неблагоприятные условия формирования урожая порождают сильную изменчивость его количества по отдельным деревьям. Дело в том, что на фоне неблагоприятных условий ярко проявляются наследственные и возрастные качества деревьев. Поэтому мы вправе ожидать резкого варьирования урожая взятых для примера деревьев в несемной год. Следовательно, шести модельных деревьев может оказаться недостаточно для получения надежного среднего, характеризующего урожай всего насаждения. Для примера рассмотрим расчет (табл. 27) среднего урожая тех же самых модельных деревьев за 1962 крайне неурожай-

Таблица 26

## Расчет урожая среднего модельного дерева, по данным 1961 года

№ деревь-ев	Колич. шишек в 1961 г. (шт.) V	a	a <sup>2</sup>
1	81	- 79,16	6 266,31
2	316	+155,84	24 286,11
16	96	- 64,16	4 116,51
20	169	+ 8,84	78,15
22	193	+ 32,84	1 078,47
15	106	- 54,16	2 933,31

$$M=160,16 \text{ шишек}$$

$$\sigma=88,1$$

$$C_v=55,0\%$$

$$m=\pm 35,95$$

$$t=4,455$$

$$\Sigma n=6 \quad \Sigma v=961 \quad \Sigma a=0 \quad \Sigma a^2=38 758,86$$

По таблицам Стьюдента при  $n'=5$ ,  
 $t=4,032$ , при  $B=0,01$ .

Таблица 27

Расчет урожая среднего модельного  
дерева, по данным 1962 г.

№ деревь-ев	Колич. шишек в 1962 г. (шт.) $V$	$a$	$a^2$
1	14	-14	196
2	70	+42	1 764
15	25	- 3	9
16	35	+ 7	49
20	2	-26	676
22	22	- 6	36

$M=28$  шишек  
 $\sigma=23,37$   
 $C_v=83,4\%$   
 $m=\pm 9,54$   
 $t=2,935$

$$\Sigma n=6 \quad \Sigma v=168 \quad \Sigma a=0 \quad \Sigma a^2=2730$$

По таблице Стьюдента при  $n'=5$ ,  $t=4,032$

ный год. При таких условиях вычисления среднеарифметическое могло бы быть надежным, если бы было взято 15—16 модельных деревьев. Таким образом, для получения правильного представления об урожае ежегодный прогноз необходимо производить по большему количеству модельных деревьев. Основываясь на проанализированных примерах, можно утверждать, что для этой цели достаточно взять 15 модельных деревьев. Ясно, что, поскольку жизнедеятельность деревьев в процессе прогнозирования не нарушается, они могут быть использованы как стационарные в течение всего необходимого периода наблюдений. Это обстоятельство значительно облегчает работу и позволяет получить ценные сведения не только для практики лесного хозяйства, но и для науки о лесе.

Важной деталью производственного пользования методикой прогнозирования биоаналитическим способом является время проведения анализов для определения исходных данных: минимального (в период роста) и максимального (в период закладки и формирования цветочных почек) содержания фосфора клеточного сока хвои кроны подопытных деревьев. На основании данных трехлетних исследований динамики фосфора в клеточном соке хвои и изучения феноморфологических изменений в росте и развитии деревьев, автор считает целесообразным производить определение минимального содержания фосфора в период с  $10/VI$  по  $30/VI$ , сразу после цветения, а максимального содержания — в пе-

риод с 10/VII по 20/VIII, после начала закладки цветочных почек. При этом в каждый период достаточно сделать по три анализа с промежутком между ними в 10 дней.

Биометрическая обработка результатов показывает приемлемость использования формулы в практических целях прогноза семеношения как достаточно точного, практически доступного и легкого метода. Метод позволяет вести стационарные наблюдения над одними и теми же деревьями из года в год, без повреждения и порчи их.

Возможность прогнозирования цветения ценна как в семеноводстве, так и в селекции. Для целей прогнозирования плодоношения пятнадцати деревьев в совокупности будет затрачиваться всего лишь один рабочий день за год, тогда как все существующие методы прогнозирования требуют кропотливой и квалифицированной работы, связанной с затратой большого количества времени, порчей и рубкой модельных деревьев, нарушением насаждений или дают лишь приблизительное представление о состоянии будущего урожая в целом. Дальнейшая разработка и совершенствование данного метода позволит использовать его не только для ели тяньшанской, но и для других древесных пород.

В заключение необходимо отметить, что общим недостатком всех существующих методов прогнозирования, в том числе и предложенного автором, является то, что они не учитывают последствия влияния метеорологических явлений в год цветения: поздневесенних заморозков, града, затяжных дождей и т. д. Этот вопрос требует специального изучения.

### К МЕТОДИКЕ СЕЛЕКЦИИ

Значение ели в мировом народном хозяйстве велико. Поэтому возникла необходимость селекционного улучшения ее биологических свойств и технических качеств. Вопросы селекции представителей рода ели нашли свое отражение в работах советских и зарубежных исследователей (Альбенский А. В., 1958, 1959; Пахер И., 1957; Соломко В. С., 1962; Федоров А. И., 1959; Klose, 1961; Яблоков А. С., 1962; и многие другие). В настоящее время этой проблемой занимаются ученые Советского Союза, Дании, ФРГ, Швеции, Америки и других стран. Цели и задачи научной работы выражены в

решениях конгрессов, конференций и правительственных постановлений (Международный конгресс лесоводов-генетиков в 1957 году; Конференция по селекции лесных пород в Вехтерсбах в 1956 г.; Решение правительства ФРГ о селекции ели. Klose, 1961).

Подготовка к селекции ели тянь-шанской как породы водоохранного, защитного и промышленного значения ведется в Казахстане (Казахским научно-исследовательским институтом лесного хозяйства, Сельскохозяйственным институтом, Алма-Атинским заповедником) и в Киргизии.

Селекция любой породы должна включать в себя систематизированные знания по биологии цветения, как важнейшему моменту, определяющему и селекционную методологию. Объем селекции как науки определяется ее конкретностью, непосредственной увязкой с задачами улучшения растений, необходимостью всестороннего охвата растения в смысле биологических, физиологических, биохимических или иных особенностей (Вавилов Н. И., 1935—1960). Именно из этих соображений координационным советом Казахской Академии сельскохозяйственных наук в 1961 году вынесено решение начать изучение биологии цветения и плодоношения ели тянь-шанской.

Мы надеялись, что излагаемые в нашей работе результаты исследований фенологии развития, морфологии, роста, физиологических особенностей генеративных органов и физиологических основ цветения и плодоношения деревьев ели тянь-шанской послужат базой для дальнейших исследований в этой области и будут способствовать успеху селекции.

С точки зрения селекционирования ель тянь-шанская представляет собой исключительный интерес, объясняющийся присущей этой породе значительной изменчивостью. Многообразие климатических, эдафических, биотических факторов условий существования привело к возникновению экологических, географических, морфологических, физиологических и фенологических форм, которые могут быть обнаружены практически рядом, на протяжении одного горного ущелья или даже одного лесного массива.

Формовое разнообразие является основным материалом для первичной селекционной работы. Для ели тянь-шанской в настоящее время выявлены формы по коре: серокорая и краснокорая; по цвету молодых шишек: с зелеными *var chlo-*

госагра и темно-фиолетовыми var erythrosagra; по типу ветвления: гребенчатый, неправильно гребенчатый, компактный, горизонтально-плоский, щетковидный; по времени распускания почек: поздние и ранние; по форме кроны: колонновидные и конусовидные (Быков Б. А., 1950; Серебряков И. Г., 1945; Федоров А. И., 1960). Все эти формы представляют определенный интерес для селекции. Так, например, среди особей с зеленым цветом шишек обнаружены гейтеногамные деревья, у которых инкутированные семена имеют высокое качество (Проскураков М. А., 1962). Изучение форм по цвету коры (Федоров А. И., 1960) показало, что деревья серокорой формы имеют большое промышленное значение, как высокопродуктивные в отношении древесины. В результате опытов перекрестного скрещивания форм ели по коре нами было выяснено, что серокорая форма является и лучшим опылителем (табл. 28).

Таблица 28

Всхожесть семян, полученных от скрещивания деревьев разных форм по коре

Женские формы		Мужские формы (цвет коры)	Семена		
цвет коры	число деревьев по варианту		получено по варианту опыления (шт.)	отобрано для анализа (шт.)	средняя всхожесть в песке (%)
Красная	1	Серая	1 600	400	30,5
Красная	1	Красная	1 600	400	25,5
Серая	1	Серая	1 600	400	16,3
Серая	1	Красная	1 600	400	1,3

Примечание. Подопытные шишки имели одинаковый морфологический адрес.

Хотя эти опыты не имели массового характера, все же видно, что опыление пылью деревьев серокорой формы значительно повышает качество семян.

Изучение форм ели по типам ветвления и форме кроны широко ведется в настоящее время КазНИИЛХом (Березиным Е. Л.) По типам ветвления также выявлены формы с ценными хозяйственными признаками — быстротой роста, резонансовыми свойствами.

Наблюдениями установлено, что деревья с гребенчатым типом ветвления растут медленнее, но дают древесину более высокого качества, чем деревья других типов ветвления.

Необходимо отметить, что согласно закону гомологических рядов (Вавилов И. Н., 1921) вполне вероятно, что для ели тянь-шанской могут быть найдены такие же формы, как и для других представителей данного рода: ели сибирской (Зайков Г. И., 1961), ели обыкновенной (Винцент Г., 1957; Голод Д. С., 1960; Енеску В., 1954; Панин В., 1957; Сукачев В. И., 1934; Юркевич И., 1958, и др.), ели европейской (Шишков, 1957) и пр. Это открывает перспективы дальнейшего изучения и углубления наших знаний по ели тянь-шанской, а также применения этих знаний при работе с другими видами ели.

Селекция ели тянь-шанской связана с отбором пар скрещиваемых деревьев, обладающих наилучшими производственными качествами. По вопросу отбора деревьев имеется уже достаточно указаний в литературе (Альбенский А. Б., 1959; Гришко Н. Н. и Делоне Л. Н., 1938; Мичурин И. В., 1936, 1948; Пятницкий С. С., 1961; Турбин Н. В., 1950; Яблоков А. С., 1962). В свете учения Мичурина можно рекомендовать для скрещивания деревья, отличающиеся более быстрым ростом, густой темно-зеленой хвоей, гребенчатым типом ветвления, узкокронные с прямым полдревесным стволом, с древесиной без признаков свилеватости и заражения грибными болезнями.

Экологические условия роста деревьев ели тянь-шанской исключительно разнообразны. Даже для деревьев, растущих в верхней и нижней частях склона, условия почвенного питания, температуры и освещенности значительно различаются. Большой процент деревьев насаждений необходимо отнести к опушечным, имеющим оптимальные экологические условия роста и развития по сравнению с деревьями, растущими внутри этих же насаждений. Поэтому, с точки зрения практического удобства осуществления опытов по скрещиванию, деревья можно отбирать и на опушках. Вследствие воздействия условий местопроизрастания они ниже деревьев, выросших внутри насаждения. Это обстоятельство облегчает и удешевляет селекционные работы.

При отборе деревьев для скрещивания целесообразно делать химический анализ на содержание фосфора в клеточном

соке хвои. Фосфор, как было показано выше, активно участвует в процессах роста и развития. Встречаются деревья, которые при содержании небольшого количества фосфора в клеточном соке дают высокий прирост и значительный урожай семян. Такие экземпляры представляют определенный интерес для гибридизации. Можно предположить, что это свойство связано с наследственными особенностями. В таком случае прививки черенков «продуктивных» деревьев на подвой с большим содержанием фосфора в хвое могут позволить выращивать вегетативные гибриды выдающихся качеств: подвой будет в достатке обеспечивать привой питательными веществами, а привой — производительно их использовать. Исходя из этого предположения, биоаналитический метод оценки деревьев нужно совершенствовать и развивать.

Для скрещивания лучше отбирать молодые деревья, недавно вступившие в фазу плодоношения. Молодые растения обладают (по Мичурину И. В.) меньшей степенью передачи своих наследственных свойств гибридному поколению, чем старые с уже укрепившейся наследственностью. Если учесть, что ель тянь-шанская имеет большое разнообразие форм, а также то, что все виды елей легко скрещиваются между собой (Альбенский А. В., 1959), то можно ожидать исключительно интересных результатов при проведении межвидовых скрещиваний, например, с елью восточной, балканской и др.

Одной из задач нашей работы является обобщение опыта по технике скрещивания в применении к ели тянь-шанской. За годы изучения, естественно, был использован целый ряд технических приемов и способов скрещивания, рекомендуемых литературными пособиями для сельскохозяйственных и древесных пород (Пятницкий С. С., 1961; Альбенский А. В., 1959, и др.).

Поскольку для работы с елью тянь-шанской подошли лишь некоторые приемы, а часть претерпела изменения, возникает необходимость их описания.

Чтобы скрещивания были успешными, необходимо выполнить ряд условий. Женские шишечки нужно изолировать заранее, до цветения, когда они находятся только в фазе бутонизации (см. Атлас). При изоляции веток с шишечками мужские колоски, попавшие под изолятор, нужно удалять. Пыльца, взятая для скрещивания, должна хорошо прорасти и образовывать полноценные пыльцевые трубки. Вопросы



хранения, проращивания, оценки и сравнения пыльцы достаточно подробно освещены в предыдущем разделе. Опыление лучше всего осуществлять в утренние часы. Появление на кроющих чешуйках женских шишечек секреторных веществ в виде прозрачной смолистой жидкости свидетельствует о готовности шишек к опылению.

Изоляцию генеративных органов ели тьянь-шанской лучше всего проводить с помощью целлофановых изоляторов в виде сшитых и проклеенных с трех сторон конвертов (24×15 см). Такие изоляторы меньше перегреваются, пропускают свет, герметичны в отношении чужеродной пыльцы. Прежде чем изолятор надевается на ветку, последняя обертывается ватой, чтобы чужая пыльца не могла попасть внутрь его крепления, а воздухообмен не нарушался. Привязывать изолятор к ветви можно с помощью тонкой медной проволоки. Крепление получается надежным, прочным и плотным. Каждый изолятор снабжается алюминиевой биркой. На бирке выбит номер, который регистрируется в «Журнале скрещивания».

Всё работы на деревьях безопаснее и удобнее производить со специальных деревянных вышек, окружающих деревья. Конструкция таких вышек рекомендуется С. С. Пятницким (1961). При необходимости срочного производства большого объема селекционных работ или в местах, недоступных для строительства вышек (а в горной местности зачастую склоны настолько крутые, что практически очень трудно строить вышки), можно пользоваться обычным поясом верхолазов. К такому поясу нужно привязать веревку длиной пять или более метров. Не доходя до места производства работ, там, где ствол дерева достаточно толст (25—27 см) в диаметре, привязывается свободный конец веревки. На месте же работ рабочий прикрепляется к стволу дерева поясом. В случае облома вершины веревка предохранит работающего от падения на землю. Во время производства опытов по скрещиванию очень удобно пользоваться крючком из проволоки для подтягивания и закрепления обрабатываемых ветвей. Некоторые полезные рекомендации по работе на высокоствольных деревьях можно найти также в статьях Дерий И. Г. (1951) и Костюшко Г. О. (1953).

Сбор пыльцы с мужских колосков целесообразнее производить в вышеописанные целлофановые изоляторы. Для это-

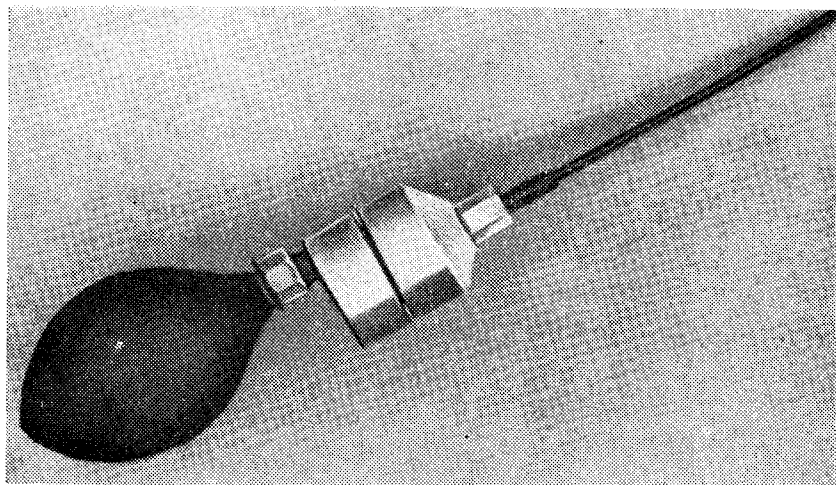


Рис. 15. Порошковдуватель, применяемый для опыления.

го колоски вместе с веткой помещаются внутрь изолятора. Легким постукиванием пыльца вытряхивается в изолятор.

Для опыления исключительно удобно оказалось применять порошковдуватель (рис. 15).

Пыльца засыпается в порошковдуватель. Затем трубочка просовывается сквозь вату под изолятор и производится опыление. Это позволяет не снимать и не раскрывать изолятор, исключая попадание чужеродной пыльцы на семяпочки. Для одновременной работы с пыльцой разного происхождения хорошо иметь несколько порошковдувателей, заряженных разной пыльцой. Это экономит время. Каждый вариант опыления записывается в «Журнале скрещивания» под своим номером.

Когда цветение повсеместно закончится (середина или конец июня), целлофановые изоляторы необходимо сменить на матерчатые, так как целлофан, высыхая, грубеет и мешает росту шишек. Матерчатые изоляторы нужны для предохранения от потери семян при созревании, а до этого момента служат защитой от поедания подопытных шишек белками и кедровками.

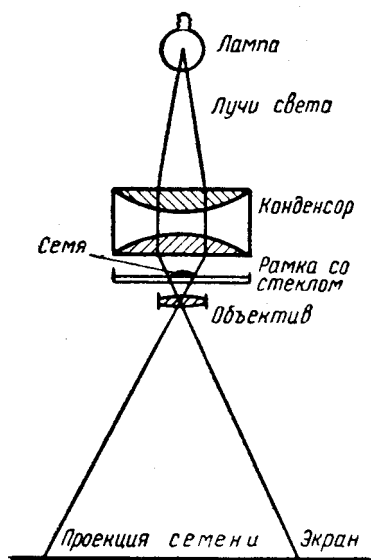


Рис. 16. Схема получения изображения семян на экране с помощью фотоувеличителя.

Исследуя семенной материал, селекционер часто сталкивается с необходимостью измерить размеры, зарисовать и дать сравнительную характеристику семян. Существующие в практике способы измерения семян, особенно мелких, неудобны, отнимают много труда и времени. Например, средние по размеру семена измеряют с помощью штангенциркуля, а мелкие — укладывают в ряд определенное количество и, измерив общую длину ряда, вычисляют среднее значение. Первый способ требует много внимания и не обеспечивает необходимой точности, так как ножки штангенциркуля, сжимая семя, деформируют его, в результате чего получаются заниженные данные. Второй способ имеет тот же недостаток, что и первый, кроме того, не

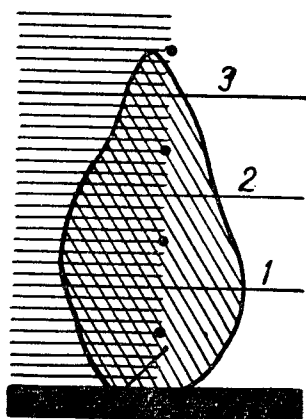
дает возможности получить размеры отдельных семян, что очень важно при селекционных работах.

Автором предлагается простой и надежный способ оптического измерения размеров семян с точностью до 0,1 миллиметра и визуальной оценки их качества. При этом способе семена не подвергаются деформации, снижается утомляемость исследователя и значительно повышается производительность труда. Для оценки семян могут быть использованы фотоувеличители типа «Нева-1», «Нева-2», «Нева-3» и школьный эпидиаскоп или проекционный фонарь — эпископ.

Все операции по подготовке фотоувеличителя для работы сводятся к следующему: в фокальной плоскости объектива на стекло рамки фотоувеличителя помещается масштабная полоска бумаги длиной в 1 сантиметр. Расстояние до экрана регулируем так, чтобы проекция масштабной полоски по длине была в 10 раз больше. После этого рядом с масштабной

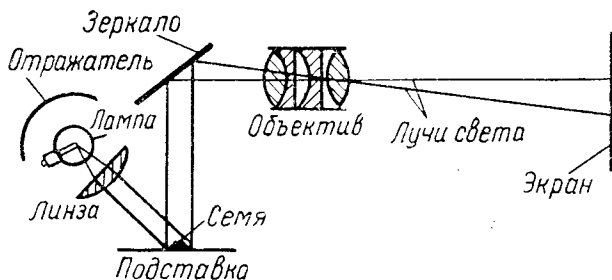
полоской (она остается для контроля правильности настройки прибора в ходе работы) насыпаем исследуемые семена и на экране измеряем их проекции с помощью обыкновенной миллиметровой линейки. Поскольку фотоувеличитель юстирован так, что каждый миллиметр измеряемого объекта, расположенного в фокальной плоскости объектива, при проектировании на экран увеличивается в десять раз, то при измерении проекции семян миллиметровые деления линейки считаются за десять доли миллиметра в натуре. Для более удобной и быстрой работы можно изготовить линейку из миллиметровой бумаги, расчертив ее тушью так, чтобы нулевое деление ее было подчеркнуто толстой чертой, что очень облегчает работу.

Опытом установлено, что средняя производительность труда при измерении длины и ширины каждого семени достигает 1 000 семян за восьмичасовой рабочий день. Метод позволяет производить оценку конфигурации семян и отбор их с целью селекции, а также делает возможной быструю и точную записку исследуемых семян.



*Проекция семени.*

*Рис. 17. Линейка для измерения проекции семян.*



*Рис. 18. Схема получения изображения семян на экране с помощью эпидиаскопа.*

Для исследования семян можно использовать не только фотоувеличитель, но и эпидиаскоп или проекционный фонарь (эпископ). Эти приборы менее распространены, чем фотоувеличители, зато позволяют исследовать не только размеры и профиль семян, но и такие ценные для селекционера качества, как цвет и внешние признаки строения семян.

Принцип работы при измерении семян с помощью эпидиаскопа и проекционного фонаря (эпископа) — обычный для этих приборов и дополняется лишь предварительной юстировкой так же, как и для фотоувеличителя, чтобы получить определенный масштаб увеличения проектируемого объекта, обуславливающий точность измерения.

Оптический метод оценки семян был проверен на семенах зерновых и лесных культур на кафедре лесоводства и кафедрах сельскохозяйственных машин Казахского сельхозинститута, где получил хорошую оценку.

## К ВОПРОСУ О СТИМУЛЯЦИИ ПЛОДНОШЕНИЯ

Значение разработки рекомендаций по стимуляции плодоношения ели тьянь-шанской понятно каждому. Огромная потребность в семенах, нехватка которых особенно ощущается теперь, когда казахстанские лесоводы широким фронтом ведут лесовосстановительные работы, ставит эту задачу в число первых.

Развитие современного лесного хозяйства идет по линии интенсификации лесоводственных мероприятий, которые раньше применялись в основном лишь для формирования насаждений (Wagenknecht E., 1961). К настоящему времени разработан целый ряд более или менее эффективных способов стимуляции плодоношения лесных пород (Гиргидов Д. Я., 1951; Грязев Е. Н., 1959; Юркевич И. Д., Червяков П. Д., 1951). Все они, в конечном счете, сводятся к регулированию обмена веществ организма посредством тех или иных приемов: 1) изменением экологической обстановки (света, тепла, влаги), 2) механическим воздействием на растение с целью усиления оттока ассимилированных питательных веществ к генеративным органам (пригибание ветвей и ствола, перетяжка коры, нанесение повреждений и проч.), 3) внесением удобрений. Применение любого из указанных приемов имеет спе-

цифические особенности для каждого вида. С этой точки зрения не является исключением и ель тянь-шанская.

На первом этапе задача данной работы сводится к конкретизации уже разработанных принципов стимуляции в приложении к ели тянь-шанской.

Анализ данных по биологии цветения ели тянь-шанской позволяет предположить, что нужного эффекта стимуляции плодоношения можно добиться воздействием оптимальных условий температуры, освещения или улучшением минерального питания. Изложение результатов исследований, проведенных по программе нашей работы, правильнее начать с описания приема термического воздействия.

С точки зрения стимуляции плодоношения определенный практический интерес представляют насаждения высокогорий. Являясь колыбелью водных запасов горных рек, они одновременно играют не последнюю роль в защите от селей и эрозии. Однако эти насаждения редкостойны. Средняя полнота их обычно изменяется в пределах 0,1—0,3. Поэтому задача лесоводов — увеличить густоту стояния деревьев и тем самым повысить их защитно-охранное значение.

Прежде всего необходимо проанализировать причины, обуславливающие редкостойное строение высокогорных насаждений. Насаждения этой категории представляют арчовый-субальпийский тип леса (рис. 19), который располагается на высоте 2 500—2 700 метров над уровнем моря и состоит из редкостойных деревьев-одиночек или биогрупп. В таких насаждениях температура воздуха и почвы, не говоря уже о влажности, поддерживается на уровне, относительно удовлетворяющем требования деревьев в период **вегетации**. Это подтверждается данными сравнительного таксационного описания деревьев верхнего и среднего высотных поясов (табл. 2).

Другая картина наблюдается в отношении интенсивности **плодоношения** высокогорных деревьев (см. также работу Чемякиной С. Д., 1959). Число шишек, приходящееся на дерево среднего высотного пояса (2 100 метров над уровнем моря), в среднем равно 100 штукам, иногда бывает еще больше. На дерево верхнего пояса (2 600 метров над уровнем моря) в среднеурожайный год приходится в среднем 5 шишек (табл. 2). Понятно, что при естественном возобновлении отбор в первом случае идет из 20 000 семян, если считать, что в одной шишке 200 семян, а во втором — из 1 000 семян. При



*Рис. 19.* Ельник арчовый — субальпийский.

этом и густота стояния древостоя в первом случае также в 10 раз выше, чем во втором, что значительно увеличивает шансы на удовлетворительное возобновление ели тянь-шанской в среднем поясе, по сравнению с субальпийским поясом. В последнем варианте нельзя не учитывать еще и условия более жесткого отбора семян, зависящего от изменения экологических факторов с высотой.

Из рассуждений следует, что если бы лесоводам удалось увеличить семенную продуктивность деревьев верхнего пояса гор, то можно было бы рассчитывать на повышение густоты имеющихся там древостоев.

Наблюдения показали (см. выше, а также работы Гурикова Д. Е., 1960; Гулисашвили В. З., 1956), что главным фактором, снижающим интенсивность плодоношения деревьев верхнего пояса ельников, является температура. Добиться изменения температуры верхнего высотного пояса гор в ши-

роких масштабах — дело маловероятное. Однако изменить температурный режим существования отдельных деревьев оказалось возможным.

Весной 1962 года в верхнем поясе ельников (тип леса ельник субальпийский) на модельных деревьях была произведена обрезка сучьев по вариантам:

1) обрезка сучьев снизу кроны на 1,5—2 метра от земли;

2) обрезка сучьев от низа до высоты женского генеративного яруса;

3) обрезка сучьев от низа до половины высоты дерева;

4) контрольные деревья — оставлены нетронутыми.

Опыт преследовал цель — облегчить доступ солнечных лучей и тем самым обеспечить ранневесенний прогрев корневой шейки дерева и почвы ризосферы. В обычных условиях из-за притенения кроной корневая шейка и почва ризосферы весной долгое время находятся в замороженном состоянии. Предполагалось также, что обрезка ветвей, в свою очередь, должна мобилизовать питательные вещества для закладки генеративных почек.

Как показали замеры температуры (рис. 21), уже в весенний период на почве под деревом с обрубленной кроной температура была выше на 15 и даже на 24 градуса, чем под контрольным деревом. Это способствовало более раннему прогреву почвы ризосферы и корневой шейки (приблизительно на 15 дней) и соответственно раннему началу сокодвижения у подопытных деревьев. Эффект изменения температурного режима был достигнут.

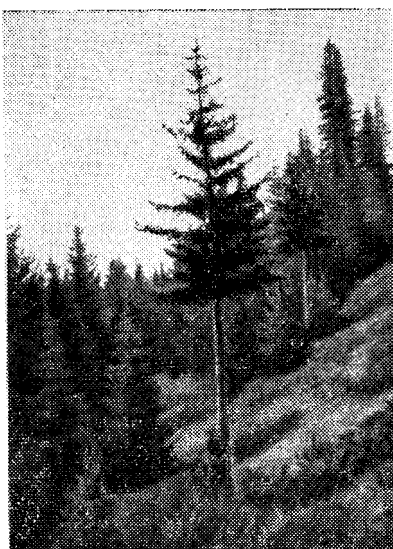


Рис. 20. Обрезка сучьев у деревьев насаждения типа леса ельник арчовый — субальпийский.



Таблица 29  
 Результаты опытов стимуляции плодоношения деревьев верхнего пояса гор методом обрезки сучьев

Вариант обрезки сучьев	№ дерева	Диам. у пня (см)	Диам. на вы- соте груди (см)	Высота (м)	Возраст (лет)	Форма кроны	Тип ветвле- ния	Количество шишек	
								1962 г., первый год стимулян.	1964 г.
Обрезаны до высоты женского генератив- ного яруса	2—25	43,0	30,0	16,6	90—100 лет	Ширококонус. « « « «	Компактный « Плоский « Компактный «	4	19
	2—24	44,0	30,5	13,6				нет	Нет
	2—23	34,5	27,0	13,6				45	Сух. верш.
	2—22	41,0	24,0	14,1				30	44 (сохнет)
	2—21	34,0	25,0	14,6				8	38
2—20	35,0	26,0	15,6	23	4	0			
Обрезаны до половины кроны	25	32,0	24,0	15,6	Среднее коллич. шишек за год . . .		22,0	26,0	0
	26	31,0	24,0	15,6	Узкоконусн.	Плоский	Нет	30	0
	27	37,0	28,0	12,6	Ширококонус.	«	Нет	13	0
	31	34,0	27,0	12,6	«	«	8	40	0
	32	27,0	23,0	11,6	Лзг	«	9	45	0
33	27,0	20,0	10,6	Узкоконусн. «	Компактный «	Нет	Засох. верш. Не учтено	Сухое 1	
Обрезаны на 1,5 ж. от зем- ли, изрежен. равномерно	2—14	40,0	33,0	10,6	Среднее коллич. шишек за год . . .		3,8	32,0	0
	2—15	52,0	37,0	16,6	Ширококонус.	Компактный	18	130	12
	2—16	46,0	32,0	18,6	«	»	30	132	0
	2—17	44,0	29,0	15,6	«	Плоский	60	247	1
	2—18	42,0	32,0	15,6	«	Компактный	46	454	12
2—19	47,0	33,0	17,6	«	Плоский «	23 40	152 290	0 2	
Контроль	2—26	44,0	35,0	14,6	Среднее коллич. шишек за год . . .		36,2	234,2	4,5
	2—27	42,0	33,0	17,6	Ширококонус.	Компактный	13	143	8
	2—28	38,0	33,0	17,6	«	«	34	115	2
	2—29	38,0	33,0	17,6	«	«	4	52	0
	2—30	45,0	36,0	17,6	«	«	10	Не учтено	0
2—31	40,0	29,0	15,6	«	Гребенчатый	30	114	3	
							2	72	2
							15,5	99,2	2,5

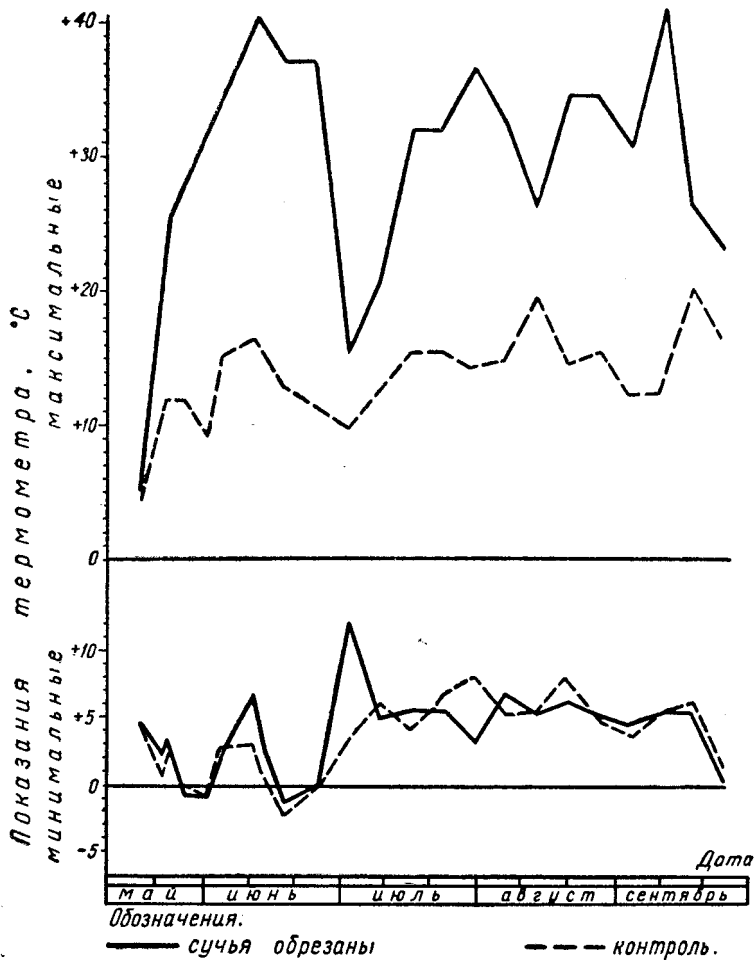


Рис. 21. Температура поверхности почвы под кронами деревьев по вариантам опыта с обрезкой сучьев.

Из таблицы 29 видно, что результаты обрезки сучьев ярче всего проявлялись на второй год опыта. Интенсивная обрезка сучьев до половины кроны и до женского генеративного яруса у некоторых подопытных деревьев привела к засыханию. Количество шишек по этим вариантам оказалось незначительным. Следовательно, интенсивная обрезка ветвей угнетает плодоношение и отрицательно сказывается на жизнедеятельности дерева.

Подтверждение этому можно найти также в работах Moller Carl Mag (1960) и Krigul (1960). Эти авторы установили, что прирост дерева идет в основном за счет работы ассимиляционного аппарата четырех-пяти мутовок, расположенных в средней части кроны (при общем количестве 11 мутовок). Время, потребное только на зарастание раны, увеличивается примерно на 10—25 процентов с увеличением высоты очищения. Раны зарастают в течение трех и более лет.

Moller Carl Mag указывает, что две нижние мутовки **не играют роли** или оказывают **отрицательное влияние**. И действительно, обрезка сучьев на 1,5—2 метра от земли с одновременным изреживанием теневых ветвей показала совершенно иные результаты, чем другие варианты. Общее состояние деревьев было удовлетворительным, а количество шишек на отдельных экземплярах колебалось от 130 до 454 штук (в среднем 234,2 шишки на одно дерево). Количество шишек на контрольных деревьях колебалось от 52 до 143 штук (в среднем 99,2 шишки на одно дерево).

Наблюдаемая разница в плодоношении подопытных и контрольных деревьев объясняется значительным изменением температурного режима почвы ризосферы подвергнутых обрезке деревьев.

Таким образом, двухлетняя проверка предлагаемого способа стимуляции плодоношения деревьев верхнего пояса гор подтвердила целесообразность его применения.

Для обсеменения высокогорий целесообразно проводить обрезку сучьев (до высоты 1,5—2 метров от корневой шейки) на 20—25 лучших деревьев на гектаре лесной площади. Размещение отобранных деревьев должно быть таким же, как при оставлении семенников на лесосеках. Предлагаемый способ стимуляции плодоношения позволит обеспечить ежегодный подсев семян, будет экономить посадочный материал и, главное, он доступен лесохозяйственной практике.

Внесение удобрений в почву ризосферы может применяться и для стимуляции плодоношения деревьев.

В ближайшее время благодаря химизации сельского хозяйства производство удобрений значительно увеличится, а себестоимость их будет снижена.

В связи с этим перед лесоводами, как и перед работниками сельского хозяйства, встанет вопрос рационального использования удобрений. К сожалению, это еще не привлекает к себе должного внимания лесоводов. Использование удобрений в практических целях лесоводства лишь начинает получать распространение в ФРГ, Швеции, Нидерландах, Англии и других странах.

Имеющиеся в литературе указания позволяют считать, что потребность древесных пород в основных элементах почвенного питания — азоте, фосфоре, калии, кальции, магнии — не обеспечивается природными запасами этих веществ в лесных почвах. Например, опыты с сосной (Hausser К., 1960) показали, что в течение трех лет после внесения первой порции удобрений прирост деревьев в высоту и толщину повышался до 200 процентов. Резко усиливалось образование и рост хвоя, улучшалась ее окраска и более чем на 60 процентов возросла ассимилирующая поверхность. У старых деревьев имело место десятикратное увеличение урожая шишек и восьмикратное — общего урожая семян. Вес 1 000 семян повысился на 25 процентов.

К настоящему времени лесоводы располагают рядом работ, отражающих роль и значение в жизни деревьев того или иного элемента: калия, азота, бора, фосфора и др. (Победов В. С., Шелухин Н. В., 1960, 1961; Спиваковский Н. Д., Моргуновская Е. М., 1956; Школьник М. Я., Абашкин В. К., Гринингер М. П., 1940).

Исходя из задач данной работы, для нас представляют интерес те элементы питания деревьев, которые стимулируют плодоношение. Исследования, произведенные для таких пород, как яблоня, лимон, ель ситхинская, сосна и др. (Спиваковский Н. Д., Моргуновская Е. М., 1956; Школьник М. Я., Абашкин В. К., Гринингер М. П., 1940), показали, что внесение фосфора оказывает благоприятное влияние на образование, рост и развитие генеративных органов.

Результаты изучения фосфорного питания деревьев ели тьянь-шанской также позволяют считать, что в процессе формирования урожая деревья ели тьянь-шанской недостаточно обеспечены фосфором. На это указывают закономерные изменения количественного содержания фосфора, коррелирующие с фактическим урожаем. Поэтому внесение фосфорных удобрений с целью стимуляции плодоношения деревьев ели тьянь-шанской, по-видимому, будет наиболее эффективно. Автор не производил опытов по фосфорной подкормке деревьев. Однако актуальность и перспективность дальнейшей разработки данного вопроса для селекционно-семеноводческих целей не вызывает сомнения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные результаты нашей работы по изучению биологии цветения и плодоношения ели тянь-шанской сводятся к следующему.

Влияние факторов среды на цветение и плодоношение. Интенсивный рост почек, из которых в будущем образуются генеративные побеги, в среднем еловом поясе гор наблюдается в июне. К концу первой декады июля он замедляется и в конце июля — начале августа заканчивается закладкой и внутренней дифференцировкой генеративных почек урожая будущего года.

Послезимняя вегетация генеративных почек начинается в последней декаде апреля.

Цветение и опыление деревьев происходит в конце мая — начале июня для среднего пояса гор и в конце июня — для верхнего пояса.

Нормальная продолжительность фазы бутонизации — 4—7 дней, а цветения — 10—12 дней.

Для успешного протекания фазы бутонизации необходим набор суммы среднесуточной температуры в пределах 223—261,7° с момента начала вегетации, независимо от местоположения деревьев по абсолютной высоте.

Максимальный прирост генеративных органов зависит от степени близости температуры к среднесуточному оптимуму, равному 17°.

Жаркая и сухая погода сокращает период роста и развития деревьев ели тянь-шанской. Низкий уровень плодоношения деревьев верхнего пояса гор объясняется недостатком тепла.

Выпадение обильных осадков в фазу цветения удлиняет ее продолжительность и увеличивает процент пустых семян из-за недоопыления семянпочек.

Преобладающее направление дневных ветров в горах — северное. Этим объясняется, что 56 процентов пыльцы лесной кулисы, оставляемой при сплошных рубках на хребте, сдувается на безлесный южный склон и не участвует в опылении семенников. Качество семян этих семенников в два-полтора раза ниже, чем у контрольных деревьев в насаждении.

При благоприятном направлении ветра (слабой силы) большая плотность пыльцы наблюдается лишь до 50 метров от ее источника.

Изучение семян деревьев участков насаждений, изреженных до полноты 0,5, 0,3, 0,1, показало, что при одинаковой обеспеченности пыльцой высшим качеством обладают семена деревьев насаждения, изреженного до полноты 0,1, то есть в условиях интенсивного освещения.

Примером роста и развития на свету могут служить деревья, выросшие на южных склонах горных хребтов и опушках. Замеры интенсивности освещенности показали, что в солнечные дни, в полуденные часы, для южного склона яркость отраженного света на 2 300 люксов и падающего — на 2 667 люксов больше, чем для северного.

**Минеральное питание.** Содержимое элементов минерального фосфора в клеточном соке хвои одинаковых в таксационном отношении деревьев по высотным поясам существенно не отличается.

При изучении содержания минерального фосфора в соке хвои деревьев на разных возрастных этапах развития обнаружено четкое различие.

У деревьев, находящихся в возрасте наиболее интенсивного плодоношения (100—120 лет), клеточный сок хвои генеративного яруса кроны содержит минерального фосфора значительно меньше, чем у деревьев, обладающих меньшей интенсивностью плодоношения: неплодоносящих (до 30 лет), недавно вступивших в фазу плодоношения (50—60 лет) и на закате репродуктивной деятельности деревьев (250 и более лет).

Высокое содержание или депрессия фосфора в соке хвои в период закладки цветочных почек могут отражать наличие или отсутствие цветочных почек урожая будущего года. В свою очередь, увеличение или депрессия минерального фосфора в соке хвои — следствие влияния текущего урожая и погодных условий.

В период интенсивного роста органов дерева, сразу после окончания цветения и до начала закладки генеративных почек урожая будущего года, содержание минерального фосфора в клеточном соке хвои поддерживается на низком уровне.

Между содержанием в хвое общего количества фосфора, фосфора органических и минеральных соединений в период вегетации существует тесная положительная корреляция ( $r$  изменяется в пределах от  $0,7897 \pm 0,168$  до  $0,944 \pm 0,048$ ). Поэтому выводы, полученные относительно минерального фосфора, будут правильны и для других форм соединений этого элемента.

Результаты исследования питания деревьев ели, а также обобщения и выводы из литературы позволяют считать необходимым разработку способа интенсификации плодоношения внесением фосфорных удобрений.

**Пыльца.** Для лабораторных посевов пыльцы целесообразно пользоваться следующим составом питательной смеси: 5% сахара и 1% агар-агара в водном растворе.

Хранение пыльцы в экспедиционных условиях возможно в эксикаторе с серной кислотой в земляном погребке глубиной 40 сантиметров. Срок хранения пыльцы при этом равен 2,5 месяца. В природной же обстановке пыльца теряет жизнеспособность в течение месяца.

В пыльце средневозрастных деревьев можно выделить несколько весовых фракций. Наиболее тяжелая (44,07%) и легкая (0,38%) фракции имеют низкую фертильность (59,8% и 60%). Средние весовые фракции (в сумме 55,55%) имеют фертильность в пределах 73,8—85,7 процента.

Для ели тьянь-шанской необходимо различать физиологические формы: ксеногамную — с темно-фиолетовым цветом шишек, и необлигатно гейтеногамную — с зеленым цветом шишек.

Молодые деревья ели тьянь-шанской обладают пыльцой низкой фертильности (49,2%), а приспевающие, спелые и перестойные деревья — высокой фертильности (81,5—81,7%). В связи с этим наилучшие для 100—250-летних деревьев семена получают от опыления пыльцой средневозрастных деревьев (всхожесть семян в песке 70,2%).

**Женские генеративные органы.** У женских генеративных органов способность к оплодотворению сохраняется в течение 10—12 дней с начала цветения. Дальнейшая



задержка в опылении сопровождается ухудшением качества получаемых семян.

Физиологическая норма опыления для ели равна половине количества пыльцы мужского колоска на одну женскую шишку.

Для ели тьянь-шанской возможна партеногенезия.

При искусственном опылении однородной пыльцой деревьев опушечного местопроизрастания в возрасте до 30 лет, 100—120 и 250 лет семена высшего качества получены с перестойных деревьев (всхожесть в песке 43,1%). Семена деревьев до 30 лет и 100—120 лет, проверенные в тех же условиях, имеют всхожесть 22,6—23,8 процента.

Некоторые возможности практического использования полученных нами сведений определились в процессе выполнения работы. Таковыми являются: разработка метода прогноза урожая, биологически обоснованный анализ обсеменения лесосек, стимуляция плодоношения, методика селекции и др.

Прогноз урожая. Прогноз урожая на год вперед может производиться биоаналитическим методом с помощью эмпирической формулы.

Коэффициент корреляции прогнозируемого и фактического числа шишек, по данным проверки 1963 года, равен  $0,82810 \pm 0,087$ .

Сроки производства химических анализов для прогнозирования: при определении содержания фосфора в период интенсивного роста — конец июня, при определении содержания фосфора в период закладки почек — август.

Отбор деревьев для прогнозирования производится по способу средних моделей. Основываясь на данных надежности среднелогарифмического значения урожая, для расчетов достаточно брать 15 модельных деревьев. Отобранные деревья могут использоваться стационарно.

Биоаналитический метод прогноза в перспективе может быть применен для прогнозирования урожая любой древесной породы, а также селекционно-семеноводческой оценки деревьев.

Обсеменение лесосек. В случае обсеменения лесосек одиночными семенниками в качестве источника пыльцы необходимо оставлять кулису леса не только на гребне хребта, но и посередине или внизу склона.

Количество оставляемых на лесосеке одиночных семенников должно быть не менее 25 на гектар.

Наиболее целесообразный способ оставления семенников — биогруппами из 6—7 деревьев.

В состав биогрупп семенников нужно выделять деревья 100—250-летнего возраста, обладающие качественной пыльцой и высокой репродуктивной способностью.

Задача конкретизации сроков примыкания лесосек может быть облегчена использованием биоаналитического метода прогнозирования урожая.

К методике селекции. В селекционной работе с тьянь-шанской елью могут быть использованы результаты изучения по данной теме: феноспектры развития, сведения о динамике роста и физиологических особенностях генеративных органов; выявленные свойства авто- и ксеногамии форм ели по цвету шишек; метод селекционной оценки деревьев анализом минерального питания; предложенные в работе технические приемы скрещивания и селекционной оценки семян.

Стимуляция плодоношения. Плодоношение деревьев редкостойных насаждений верхнего пояса гор может быть стимулировано применением обрезки сучьев. Обрезка нижних сучьев кроны на высоту 1,5—2 метров от основания ствола с одновременным изреживанием теневых ветвей позволяет в два и более раза повысить урожайность деревьев.

Совокупность изложенных сведений дает нам представление о биологии цветения и плодоношения ели тьянь-шанской.

Весьма вероятно, что это представление несовершенно, однако оно уже может служить известной основой для новых теоретических и практических исследований.

Метод лесоводственно-физиологического подхода к изучению биологии цветения и плодоношения, примененный в работе, не только оправдал себя, но является своевременным и перспективным на данном этапе состояния знаний о лесных породах, и мы надеемся, что он получит широкое распространение.

---

## ЛИТЕРАТУРА

- Аболина Г. И. Рост и строение листьев у злаков в связи с минеральным питанием и влажностью почвы. Доклады АН СССР, т. 68, № 1. М., 1949.
- Альбенский А. В. Селекция и семеноводство деревьев в лесах Сибири. Труды по лесному хозяйству Сибири, вып. 4, Новосибирск. 1958.
- Альбенский А. В. Селекция древесных пород и семеноводство. М.—Л., 1959.
- Бабаджанян Г. А. Избирательная способность оплодотворения сельскохозяйственных растений. Ереван, Изд-во АН Армянской ССР, 1947.
- Багаев В. Б. Влияние временного исключения фосфора из питательной смеси в период цветения на рост растений сои. Доклады АН СССР, т. XII, № 4. М., 1953.
- Барыкина В. В. Некоторые географические особенности плодonoшения ельников Европейской равнины. Географические сообщения. Институт географии АН СССР, вып. 2. М., 1960.
- Белецкий И. Б. Особенности плодonoшения сосны и ели на Кольском полуострове. «Лесное хозяйство», 1961, № 7.
- Березюк И. Е. Некоторые итоги наблюдений за семеношением насаждений тянь-шанской ели. Труды КазНИИЛХ, т. II, изд. КазАСХН. Алма-Ата, 1959.
- Битрих А. А. Описание лесов Алма-Атинского государственного заповедника. Отчет о работе. Рукопись, 1936.
- Богданов П. Л. О способах хранения пыльцы древесных пород в связи с селекцией. «Советская ботаника», 1935, № 1.
- Богданова Г. Л. Рост и фосфорный обмен сосны в разных типах леса. Сообщение Лаборатории лесоводства АН СССР, вып. 7. М., 1962.
- Болдырев Н. К. Диагностика условий питания яровой пшеницы в фазу кущения по валовому химическому анализу листьев. Омский сельскохозяйственный институт им. Кирова. Омск, 1962.
- Бритиков Е. А. К физиолого-биохимическому анализу прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в тканях пестика. Труды Института физиологии растений им. Тимирязева, т. 8, вып. 2. М., 1954.
- Бритиков Е. А. Физиология опыления и оплодотворения у растений. М., Изд-во «Знание», 1957.

- Бритиков Е. А., Лашенникова Р. Н. и Виссарионова В. Я. О механизме действия чужеродной пыльцы на самооплодотворение перекрестноопылителей. АН СССР. Физиология растений, т. 2, вып. 5. М., 1955.
- Бритиков Е. А., Петропавловская Р. Н. Влияние ферментов, витаминов и стимуляторов типа ауксинов на завязывание семян при инкубате ржи. Доклады АН СССР, т. ХСVII, № 2. М., 1954.
- Быков Б. А. Еловые леса Тянь-Шаня, их история, особенности и типология. Изд-во АН КазССР. Алма-Ата, 1950.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Доклад на 3-м Всероссийском селекционном съезде в Саратове. «Сельское и лесное хозяйство», № 3, 1921.
- Вавилов Н. И. Селекция как наука. М.—Л., Сельхозгиз, 1934.
- Вавилов Н. И. Избранные труды, т. II, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1960.
- Виликайнен М. И. О фенологии древесных пород в Карелии и методе учета интенсивности цветения и плодоношения сосны и ели. В сб.: «Вопросы лесоведения и лесной энтомологии в Карелии». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
- Винцент Г. Некоторые различительные признаки климатических рас сосны и ели в молодом возрасте. Перевод библиотеки ВАСХНИЛ. Журнал «Der Züchter», т. 4, ФРГ, 1957.
- Гвоздецкий Н. А. Лес из тянь-шанской ели. «Природа», 1956, № 10.
- Генсирук С. А. Ельники Восточных Карпат. МВО УССР. Львовский лесотехнический институт. Львов, 1957.
- Гиргидов Д. Я. Об увеличении урожая семян на лесосеменных участках. «Лесное хозяйство», 1951, № 8.
- Гиргидов Д. Я. Прогноз урожая семян сосны. Сб. работ по лесному хозяйству. Научно-исследовательский институт лесного хозяйства. Ленинград, 1961 а.
- Гиргидов Д. Я. Метеорологический метод прогноза урожая семян сосны. Труды Института лесохозяйственных проблем и химии древесины. АН Латвийской ССР. Рига, 1961 б.
- Голод Д. С. О формах ели обыкновенной (*Picea excelsa* Link) в Белорусской ССР. Сб. ботанических работ Белорусского отделения Всесоюзного ботанического общества, вып. 2, Минск, 1960.
- Голубинский И. Н. К познанию физиологии прорастания пыльцы. Доклады АН СССР, т. LV, № 8. М., 1947.
- Горчаковский П. Л. Новые возможности в изучении динамики плодоношения некоторых хвойных. «Природа», 1947, № 2.
- Горчаковский П. Л. Новое в методике исследований динамики семеношения хвойных пород. Ботанический журнал, т. 43, № 10. АН СССР. М.—Л., 1958.
- Гоцуляк В. Д. Сезонное питание дуба, ясеня и лиственницы азотом, фосфором и калием на оподзоленных почвах. Автореферат кандидатской диссертации АН УкрССР. Институт ботаники. Киев, 1953.
- Гришко Н. Н. и Делоне Л. Н. Курс генетики. М., Сельхозгиз, 1938.
- Гулидова И. В., Цельникер Ю. Л. Обмен веществ и процессы роста у березы и ели. В сб.: «Физиология древесных растений». АН СССР. М., 1962.

- Гулисашвили В. З. Нарушение покоя, периодичности вегетации и ритмики роста у некоторых древесных пород в условиях светокультуры. М.—Л., Гослесбумиздат, 1954.
- Гулисашвили В. З. Горное лесоводство. М.—Л., Гослесбумиздат, 1956.
- Гулисашвили В. З. Запасные вещества и их превращения в древесных породах. В сб.: «Физиология древесных растений». АН СССР. М., 1962.
- Гуриков Д. Е. Естественное возобновление тьянь-шанской ели в различных типах леса. Научно-производственная конференция по системе рубок главного пользования в горных лесах Алтая и Тянь-Шаня. Алма-Ата, 1957.
- Гуриков Д. Е. Плодоношение ели тьянь-шанской в условиях Тау-Чиликского лесхоза. Научная конференция по рационализации лесного хозяйства и агролесомелиорации Казахстана. Алма-Ата, 1958.
- Гуриков Д. Е. Некоторые особенности естественного возобновления ели тьянь-шанской в Тау-Чиликском лесхозе Алма-Атинской области. Труды Научно-производственной конференции. Алма-Ата, 1959 а.
- Гуриков Д. Е. Рост и развитие подроста ели тьянь-шанской в зависимости от экологических условий в Тау-Чиликском лесхозе Алма-Атинской области. Научная конференция по рационализации лесного хозяйства и агролесомелиорации Казахстана. Алма-Ата, 1959 б.
- Гуриков Д. Е. О методах содействия естественному возобновлению ели тьянь-шанской в Тау-Чиликском лесхозе Алма-Атинской области. Научная конференция по рационализации лесного хозяйства и агролесомелиорации Казахстана. Алма-Ата, 1959 в.
- Гуриков Д. Е. Особенности возобновления ели тьянь-шанской. «Лесное хозяйство», 1959, № 8.
- Гуриков Д. Е. Биозоологические особенности естественного возобновления тьянь-шанской ели. Автореферат диссертации. Алма-Ата, 1960 а.
- Гуриков Д. Е. Плодоношение ели тьянь-шанской. Труды Казахского сельскохозяйственного института, т. 8, вып. 5. Алма-Ата, 1960 б.
- Гуриков Д. Е. Изменение бонитета ели тьянь-шанской с возрастом в различных экологических условиях. Научно-производственная конференция по рационализации лесного хозяйства и агролесомелиорации в Казахстане. Алма-Ата. 1960 в.
- Данилов Д. Н. Периодичность плодоношения и географическое размещение урожаев семян хвойных пород. М.—Л., 1952.
- Данилик В. Н. Рубки и способы содействия естественному возобновлению ели тьянь-шанской. Труды Среднеазиатского НИИЛХ, вып. III. Ташкент, 1958.
- Деревья и кустарники СССР, т. I, 1949.
- Дерий И. Г. Приспособление для сбора семян с высокоствольных деревьев. «Лес и степь», 1951, № 2.
- Дзене-Литовская Н. Н. Материалы для изучения еловых лесов Киргизской ССР. Труды Института по изучению леса, т. I. Ленинград, Изд-во АН СССР, 1933.
- Диакон П. Исследование жизнеспособности пыльцы кукурузы и физиологических изменений при ее хранении. Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии, вып. 4. М., Сельхозгиз, 1961.
- Долгошов В. Некоторые особенности плодоношения ели обыкновенной. «Лесное хозяйство», 1958, № 10.

- Енеску В. К. селекции разновидностей ели *P. excelsa* var. *chlorocarpa* Purk. и *P. excelsa* var. *erythrocarpa* Purk. Rew. padurilor. (Румыния), 1954, № 1.
- Журбицкий З. И. Потребность растений в питании как основа применения удобрений. М., Изд-во АН СССР, 1958.
- Зайков Г. И. О формовом разнообразии ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях севера Омской области. Сб. работ аспирантов экономической и биологической специальностей. Омский сельскохозяйственный институт. Омск, 1961.
- Замфиреску Н., Былтяну Г., Уртилэ С. Влияние температуры на поглощение фосфора кукурузой, фасолью и горохом, определение с помощью радиоактивного фосфора. р<sup>32</sup> Revul biol, 1961, т. 6, № 1.
- Землянухин А. А. Влияние освещения на фосфорный обмен в растениях. Труды Воронежского государственного университета, т. XLII, вып. 1. Воронеж, 1955.
- Земский В. Г. Некоторые особенности распределения фосфора у кукурузы в период репродуктивного развития. Доклады Московской сельскохозяйственной академии им. Тимирязева, вып. 47. М., 1959.
- Иванов Л. А. О превращениях фосфора в растениях в связи с превращением белков. М., 1905.
- Иванов Л. А. Новые приборы для измерения полной и физиологической радиации. «Метеорологический вестник», 1925, № 3.
- Иванов Л. А. Физиология растений. М.—Л., 1931.
- Иванов Л. А. Свет и влага в жизни наших древесных пород. Тимирязевские чтения. М., Изд-во АН СССР, 1946.
- Истратова О. Т. О хранении пыльцы некоторых хвойных пород и ее прорастании. Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР, вып. 43, М., 1961.
- Кавецкая А. А. и Токарь Л. О. Отрицательное действие большого количества пыльцы при опылении грецкого ореха. Ботанический журнал, т. XVIII, № 4. Ленинград, Изд-во АН СССР, 1963.
- Казанская Л. Н. Зависимость обмена фосфатов яровой пшеницы (сорт Диамант) от стадийного состояния и условий фосфорного питания. Записки Ленинградского сельскохозяйственного института. Ленинград, 1962.
- Каптер В. Г. Об организации ежегодных систематических наблюдений над плодоношением древесных пород. Труды по лесному опытному делу. ГНИИЛХ, вып. VIII, 1930.
- Кедров Г. Б. Ход роста древесины у ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) в связи с условиями существования. Научные доклады высшей школы. «Биологическая наука», 1961, № 4.
- Келлер Б. А. Основы эволюции растений. М.—Л., 1948.
- Кищенко Т. И. и Виликайнен М. И. Обсеменители вырубков в ельниках. Труды Карельского филиала АН СССР, вып. VII, Петрозаводск, 1957.
- Кобранов Н. П. Материалы по исследованию биологии плодоношения искусственно разведенных в степных лесах древесных пород. Записки сельскохозяйственного института в Воронеже, т. IV, Воронеж, 1922.
- Конференция по селекции лесных пород. 27—28 июня 1956 г. в Вехтерсбах (Гессен). Из журнала «Silvae Genetica». ФРГ, 1957, т. 6, № 5.

- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии. ОЛОГИЗ. Москва—Ташкент, 1934.
- Корчагин А. А. Методы учета семеношения древесных пород и лесных сообществ. В кн.: «Полевая геоботаника», т. 2. М.—Л., Изд-во. АН СССР, 1960.
- Костюшко Г. Д. Сбор шишек со стоящих деревьев ели (опыт Карташевского лесничества Ленинградской области). «Лесное хозяйство», 1953, № 11.
- Котелова Н. В. Учет плодоношения сосны и ели по шишкам и репродуктивным почкам. Научные доклады высшей школы. «Лесоинженерное дело», № 3. М., Изд-во «Советская наука», 1958.
- Кузьмин И. А. К вопросу об эффективности обсеменителей на вырубках ельников-черничников. Труды Карельского филиала АН СССР, вып. 25. Петрозаводск, 1961.
- Курдиани С. З. Всхожесть желудей в зависимости от сроков сбора. «Лес и степь», 1914, № 5.
- Курдиани С. З. Из биологии плодоношения лесных пород. Сельское хозяйство и лесоводство. Вып. январь—март. Спб., 1914.
- Леман В. М. Применение люминесцентных ламп для выращивания растений в теплицах. Реферат докладов ТСХА, вып. 15. М., 1952.
- Лесостроительный отчет по Тау-Чиликскому лесхозу Алма-Атинской области. Рукопись, 1951.
- Магницкий К. П. Оценка питательного режима почвы по химическому анализу растений. «Почвоведение», 1954, № 7.
- Магницкий К. П. Полевой контроль питания растений. М., Изд-во «Знание», 1958.
- Максимов Н. А. Физиологические факторы, определяющие длину вегетационного периода. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XX, М., 1929.
- Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. М., Сельхозгиз, 1948.
- Мальчевский В. П. Действие некоторых лучей спектра на развитие растений. Труды лаборатории светофизиологии Физико-агронимического института, вып. 1, М., 1938.
- Мальчевский В. П. Применение искусственного света для ускорения роста и развития семян. Труды Института физиологии растений АН СССР, т. 46, № 2—3. М., 1946.
- Манжос А. М. Быстрорастущая форма *Populus balsamifera* L., полученная от опыления женских цветков *Populus balsamifera* L. фракционированной пылью этого вида. Доклады АН СССР, № 2. М., 1960.
- Медведева Г. Б. Биология оплодотворения растений. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Международный конгресс лесоводов-генетиков в 1957 г. Материалы опубликованы в журнале «Forst und Jagd» ГДР, т. 7, № 12, стр. 529—532.
- Минина Е. Г. Биологические основы цветения и плодоношения дуба. Труды Института леса, т. XVII. М., Изд-во АН СССР, 1954.
- Мичурин И. В. Итоги шестидесятилетних работ. М., 1936.
- Мичурин И. В. Принципы и методы работы. Собр. соч., т. 1. М., 1948.
- Микаилов М. А. Образование семян при различных способах опыления. Доклады АН АзербССР, № 6. Баку, 1961.

- Михайлов Н. Н. О превращениях фосфорсодержащих веществ в коксагите в онтогенезе. Доклады АН СССР, т. LIX, № 9, М., 1948.
- Михельсон А. И. Очерк растительности части Пржевальского и Джаркентского уездов. Труды почвенно-ботанических экспедиций по исследованию колонизационных районов азиатской России. Часть II. Ботанические исследования. 1910 г., вып. 4. Спб., 1913.
- Молчанов А. А. Плодоношение ели в связи с типами леса. Бюллетень Московского общества испытателей природы, Отд. биологии, т. LV—(4). М., 1950.
- Молчанов А. А. и Преображенский И. Ф. Леса и лесные хозяйства Архангельской области. М., 1957.
- Молчанов А. А. Рост и плодоношение древесных пород в связи с метеорологическими условиями. Труды лаборатории лесоведения, т. 3. Лесная климатология и гидрология. М., Изд-во АН СССР, 1961.
- Некрасова Т. П. К методике изучения динамики плодоношения у хвойных. АН СССР. Известия восточного филиала АН СССР, № 6, Новосибирск. Книгиздат, 1957 а.
- Некрасова Т. П. Семенные годы и проблема прогноза урожаев у хвойных древесных пород. Труды по лесному хозяйству Западной Сибири, вып. 3. Новосибирск, 1957 б.
- Некрасова Т. П. Состояние и перспективы лесного семенного дела в Западной Сибири (доклад на 2-й научно-производственной конференции по рационализации лесного хозяйства Сибири. Сент. 1957 г.). Труды по лесному хозяйству Сибири, вып. 4. Новосибирск, 1958.
- Некрасова Т. П. К вопросу о динамике урожаев у хвойных Сибири. Труды по лесному хозяйству Сибири, вып. 5, Сибирского отд. АН СССР. Новосибирск, 1960.
- Некрасова Т. П. К вопросу о плодоношении кедра сибирского. Труды Томского областного краеведческого музея, № 1, Томск, 1962 а.
- Некрасова Т. П. Современное состояние и перспективы развития лесного семеноведения. Изв. Сибирского отд. АН СССР, № 6. Новосибирск, 1962 б.
- Некрасов В. И. Применение доопыления в целях увеличения выхода жизнеспособных семян *Picea canadensis* britt. Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР, вып. 42. М., 1961.
- Никитин И. Н. Возрастная стадийность и методы ускорения роста дуба в первые годы его жизни. «Лес и степь», 1949, № 16—26.
- Новиков В. А. Физиология растений. М.—Л., Сельхозиздат, 1961.
- Овечкин С. К. Периодичность в фосфорном питании яровых пшениц. Доклады АН СССР, т. XXVI, № 2, М., 1940.
- Овечкин С. К. Периодическое питание растений озимой пшеницы фосфатом. Доклады АН СССР, т. 30, № 4. М., 1941.
- Овечкин С. К. Влияние фосфата, используемого после световой стадии развития растения яровой пшеницы. Доклады АН СССР, т. 69, № 3, М., 1949.
- Озеров Г. Б. Влияние азота, фосфора и калия на рост семян гваюлы. АН СССР, т. 68, № 3. М.
- Оканенко А. С. Фотосинтез и урожай. Киев. Изд-во АН Украинской ССР. 1954.
- Павлов Н. В. Страница из истории флоры и растительности Казахстана. Вестник АН КазССР, № 6. Алма-Ата. Изд-во АН КазССР, 1948.



- Панин В. А. Лесоводственные особенности форм ели средней тайги Европейской части СССР. В кн.: «Молодые лесоводы сорокалетию Великого Октября». Сб. работ по лесному хозяйству. М., 1957.
- Панин В. А. О красно- и зеленошишечных елях в связи со способностью к раннему и позднему распусканию. Доклады АН СССР, № 3. М., 1962.
- Петербургский А. В. Практикум по агрономической химии. М., Сельхозгиз, 1959.
- Петров С. А. Биологические основы организации лесосеменного хозяйства в степных борах Северного Казахстана. Кандидатская диссертация. На правах рукописи. Алма-Ата, 1962.
- Печенкина О. Н. Рубки главного пользования в ельниках Тау-Чиликского лесхоза. Научно-производственная конференция по системе рубок главного пользования в горных лесах Алтая и Тянь-Шаня. Реферат доклада. Алма-Ата, 1957.
- Печенкина О. Н. Анализ рубок главного пользования в еловых лесах Заилийского и Кунгей Алатау. Лесоводы Казахстана к сорокалетию республики. Рефераты докладов. Алма-Ата, 1960а.
- Печенкина О. Н. Упорядочить рубки в еловых лесах Тянь-Шаня. «Лесное хозяйство», 1960 б, № 10.
- Пилипенко Н. Н. Биологические особенности формирования плодовых почек у яблони. Автореферат кандидатской диссертации. Киев, 1953.
- Победов В. С., Шелухин Н. В. К вопросу о фосфорном питании семян древесных и кустарниковых пород. Сб. научных работ института лесного хозяйства АСХН БССР, вып. 13. Минск, 1960.
- Поддубная-Арнольди В. А., Цингер Н. В., Петровская Т. П., Полунина Н. Н. Гистохимическое исследование пыльцы и пыльцевых трубок некоторых покрытосеменных растений. Труды Главного ботанического сада, том VIII. Исследования по биохимической эволюции растений. М., Изд-во АН СССР. 1961.
- Подвалкова Н. А. Потребность яровой пшеницы в азоте, фосфоре и калии на разных стадиях развития. Записки Ленинградского сельскохозяйственного института, вып. 13, Л., 1958.
- Попов М. Г. Растительный покров Казахстана. Изд-во АН СССР. М.—Л., 1940.
- Постановление ЦК КПСС и Совета Министров СССР от 26 января 1963 г. «О мерах по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой».
- Потапченко Я. И. и Захарова Е. И. Влияние температурных, световых и других условий на темпы развития и особенности цветения плодовых растений. В кн.: «Растение и среда». М.—Л., 1940.
- Правдин Л. Ф. К вопросу о плодоношении и наследственных свойствах ели на северо-западном и юго-восточном секторах кроны. Сб. статей «Исследования по лесоводству», М.—Л., Сельхозгиз, 1931.
- Проказин Е. П. Прогноз урожая желудей дуба черешчатого в весовых показателях. В сб.: «Лесовосстановление и лесные культуры», вып. 42, М., Сельхозгиз, 1962.
- Проказин Е. П. Новые методы семеноводства сосны. М., 1962.
- Протопопов Г. Ф. Плодоношение ели Шренка. Труды Института ботаники и растениеводства, вып. 1 (V), Фрунзе, Изд. Кирг. филиала АН СССР, 1954.

- Пятницкий С. С. Об условиях прорастания пыльцы дуба. Доклады АН СССР, т. LVI, № 6, М., 1947.
- Пятницкий С. С. К вопросу о так называемой периодичности плодоношения у дуба. «Лесное хозяйство», 1951, № 8
- Пятницкий С. С. Практикум по лесной селекции. М., Сельхозгиз, 1961.
- Радченко С. И. Влияние температурного градиента на рост и развитие высших растений. Экспериментальная ботаника, вып. 4. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- Раскатов П. Б. Ход прироста древесины дуба в течение вегетационного периода в различных экологических условиях. Научные записки Воронежского лесохозяйственного института, т. IX, Воронеж, 1946.
- Раскатов П. Б. Физиология растений с основами микробиологии. М., «Советская наука», 1958.
- Ратьковский С. П. Леса ели тьянь-шанской и их восстановление. «Лесное хозяйство», 1952, № 9.
- Решение второго республиканского совещания работников лесного хозяйства Казахской ССР от 25 марта 1961 г. Алма-Ата.
- Ро Л. М. Закладка цветочных почек и их развитие у плодовых деревьев. Труды Млеевской садово-огородной опытной станции, вып. 13, Млеев, 1929.
- Родин Л. Е. Материалы к познанию типов леса Тянь-Шаня. Ельники северного склона Джунгарского Алатау. Геоботаника, вып. 1. Ленинград, Изд-во АН СССР, 1934.
- Ролдугин М. И. К возобновлению ели тьянь-шанской в некоторых фитоценозах полян и вырубках казахстанской части Кунгей Алатау. Труды Казахского сельскохозяйственного института, серия лесохоз., вып. 5, Алма-Ата, 1960.
- Ромашев Н. В. Закономерности плодоношения дуба. «Ботанический журнал», т. 42, № 1. М.—Л., 1957.
- Рубаник В. Г. К вопросу о биологии ели тьянь-шанской (*Picea Schrenkiana* F. et M.) и типах еловых лесов Малоалмаатинского лесничества. Труды Алма-Атинского Ботанического сада АН КазССР, т. II. Алма-Ата, 1954.
- Рубин С. С., Мосейченко В. Ф. Изучение вопросов питания яблони с применением радиоактивных изотопов фосфора ( $p^{32}$ ) и серы ( $s^{35}$ ). В сб.: «Применение микроэлементов, полимеров и радиоактивных изотопов в сельском хозяйстве», вып. 1. Укр. АСХН, Киев, 1962.
- Рябов И. Н. Урожайность плодовых деревьев в связи с опылением. М.—Л., 1932.
- Сабинин Д. А. Влияние минерального питания на качество урожая яровой пшеницы. Труды Московского дома ученых, вып. 1. М., Изд-во АН СССР, 1937.
- Сабинин Д. А. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. Тимирязевские чтения, IX. М., 1949.
- Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., 1955.
- Самохвалов Г. К. Минеральное питание как фактор индивидуального развития растений. Докторская диссертация. Фрунзе, 1947.
- Сарапуу Л. П., Перк А. Я. Сезонная динамика содержания нуклеиновых кислот в побегах яблони (Тартуский государственный университет, Тарту). II научная конференция по нуклеиновым кислотам растений. Рефераты докладов. Уфа, 1962.

- Серебряков И. Г. Биология тьянь-шанской ели и типы ее насаждений в пределах Заилийского и Кунгей Алатау. Труды Ботанического сада. Ученые записки, вып. 62, книга 5. М., Изд. МГУ, 1945.
- Слухай С. И. О принципах построения системы питания сеянцев древесных пород. Труды Украинского научно-исследовательского института лесного хозяйства и агролесомелиорации, вып. 19, Киев, 1959.
- Смирнов В. В. Некоторые вопросы сезонного роста ели. Труды лаборатории лесоведения, т. 3, М., Изд-во АН СССР, 1961 а.
- Смирнов В. В. Сезонный рост однолетних побегов и хвои у ели и сосны. Сообщение лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 5, М., 1961 б.
- Соломко В. С. Леса и лесное хозяйство Финляндии. М., 1962.
- Спиваковский Н. Д. и Моргуновская Е. М. Особенности поступления и распределения фосфора между различными органами плодового дерева (яблони). Бюллетень научно-технической информации Научно-исследовательского института садоводства им. Мичурина, т. 2. М., 1956.
- Спиваковский Н. Д. О характере распределения фосфора между различными органами яблони. Физиология растений. Агрохимия. Почвоведение. М., 1958.
- Старченко И. И. О методах прогноза урожая семян древесно-кустарниковых пород. «Лесное хозяйство», 1951, № 8.
- Стратонович А. И. и Заборовский Б. П. Плодоношение еловых насаждений. Записки лесной опытной станции Ленинградского сельскохозяйственного института, вып. VII, ч. 2. Ленинград, 1930.
- Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., Гослестехиздат, 1934.
- Сытник К. М. и Мусатенко Л. И. Некоторые особенности нуклеинового обмена у растений с различной интенсивностью роста. Институт ботаники АН УССР. Реферат докладов II научной конференции по нуклеиновым кислотам растений. Уфа, 1962.
- Сычева З. Ф. и Быстрова З. А. Влияние температуры почвы на усвоение растениями фосфора. Труды Карельского филиала АН СССР, вып. 28, Петрозаводск, 1960.
- Тильгор Н. К. Материалы по вопросу о физиологическом значении фосфора для растений. Автореферат кандидатской диссертации. М., 1952.
- Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. М.—Л., Гослесбуиздат, 1952.
- Тольский А. П. К вопросу о влиянии погоды на прирост сосны в высоту (по наблюдениям в Боровом опытном лесничестве Самарской губернии). «Лесная жизнь и хозяйство», 1913, № 4.
- Тольский А. П. К вопросу о влиянии метеорологических условий на развитие сосны в бузулукском бору. Труды по лесному опытному делу в России, вып. XLVII, 1913.
- Тольский А. П. К вопросу о влиянии колебаний климата по анализам хода роста деревьев. Труды по сельскохозяйственной метеорологии, вып. XXIV, 1936.
- Туева О. Ф. Поглощение и использование фосфора растением. Автореферат докторской диссертации Ботанического института им. Комарова. М., 1961.
- Туманов И. И. и Гареев Э. З. Влияние органов плодоношения на материнское растение. Труды Института физиологии растений им. Тимирязева, т. VIII, вып. 2. М., 1951.

- Турбин Н. В. Генетика с основами селекции. М., Изд-во «Советская наука», 1950.
- Усков С. П. К вопросу плодоношения еловых древостоев. Труды Института леса и древесины, т. LIII. М., Изд-во АН СССР, 1962.
- Федоров А. И. Методы математической статистики в биологии и опытно-меле. Алма-Ата, Казгосиздат, 1957.
- Федоров А. И. Задачи селекции древесных пород в лесном хозяйстве Казахстана. Рефераты докладов научной конференции КазСХИ. Алма-Ата, 1959.
- Федоров А. И. Формы тянь-шанской ели. Труды КазСХИ. Серия сельскохозяйственная, том 8, вып. V. Алма-Ата, 1960.
- Цельникер Ю. Л. Физиологическое изучение ритмов роста и развития побегов в кроне плодовых деревьев. Диссертация. На правах рукописи. МГУ. М., 1948.
- Чемякина С. Д. и Грязев Е. Н. Особенности плодоношения и использования семян некоторых древесных пород (обзор статей). «Лесное хозяйство», 1959, № 1.
- Шаин С. С. Свет и развитие растений. Серия VIII. Биология и медицина. М., Изд-во «Знание», 1960.
- Шелухин Н. В. и Победов В. С. Поступление фосфора в сеянцы хвойных пород. Сб. ботанических работ Белорусского отделения Всесоюзного ботанического общества, вып. 3. Минск, 1961.
- Шишков В. М. К вопросу о формовом разнообразии ели европейской, «Лесное хозяйство», 1957, № 5.
- Школьник М. Я., Абашкин В. К., Гринингер М. П. Влияние бора и фосфора на рост, цветение и плодоношение лимона. «Экспериментальная ботаника», № 4. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- Школьник М. Я. и Соловьева-Троицкая Е. А. О физиологической роли бора. К вопросу о причинах особой роли бора в формировании репродуктивных органов и плодообразования. «Ботанический журнал», 1962, № 10.
- Шредер Р. Р. Борьба с периодичностью урожаев яблони. Сб.: «Повышение урожайности садов и ликвидация периодичности плодоношения». М., 1937.
- Щербаков А. П. Минеральное питание сеянцев древесных пород как фактор их роста и развития. В сб.: «Научные основы ползащитного лесоразведения». М., 1951.
- Щербаков А. П. Некоторые данные в биологии однолетних сеянцев сосны и накоплении ими питательных веществ. Труды Института леса АН СССР, том XVI. М., 1958.
- Юновидов А. П. Особенности цветения сосны и ели в свете учения о стадийном развитии растений. «Лесное хозяйство», 1951, № 8.
- Юркевич И. Д. и Червяков П. Д. О стимулировании плодоношения лесных древесных пород. Сб. работ по лесному хозяйству, вып. XI, Минск, Госиздат БССР, 1951.
- Юркевич И. Д. и Парфенов В. И. Зависимость наступления фенофаз древесных пород от суммы эффективных температур. Бюллетень Института биологии АН БССР, вып. 6, Минск, 1960.
- Яблоков А. С. Селекция древесных пород. М., Сельхозгиз, 1962.
- Яшнов Л. И. Курс биологии лесных деревьев с кратким их описанием (лесная дендрология). Казань, 1928.

- Aichmüller R. Der Einfluss von Umwelt und Erbgut auf das Wachstum, Verzweigung und Benadelung der Fichte. «Forstwiss. Cbl.» 1962, № 5—6.
- Dafis S. P. Einfluss zusätzlichen Lichtes auf den Höhenwachstumsverlauf verschiedener Herkünfte der sibirischen Lärche «Schweizer». Z. Forstwesen. 1962, № 6.
- Klose. Züchterische Bearbeitung der Fichte. «Holz-Zbl.» 1961, № 148.
- Moller Carl Mar. The influence of pruning on the growth of conifers. «Forestry». 1960, № 1.
- Renvall N. Die periodischen Erscheinungen der Reproduktion der Kiefer an der polaren Waldgrenze. Acta forest. Fennica. Bd. 1, 1912.

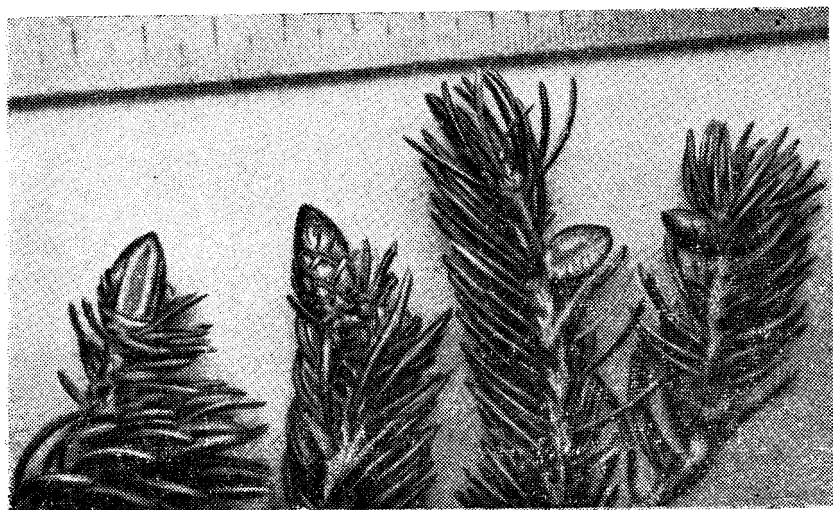
# А Т Л А С

морфологии генеративных  
органов ели тянь-шанской  
по фазам развития (1962 г.)

**ВЕГЕТАТИВНАЯ ФАЗА**  
(весенний период)

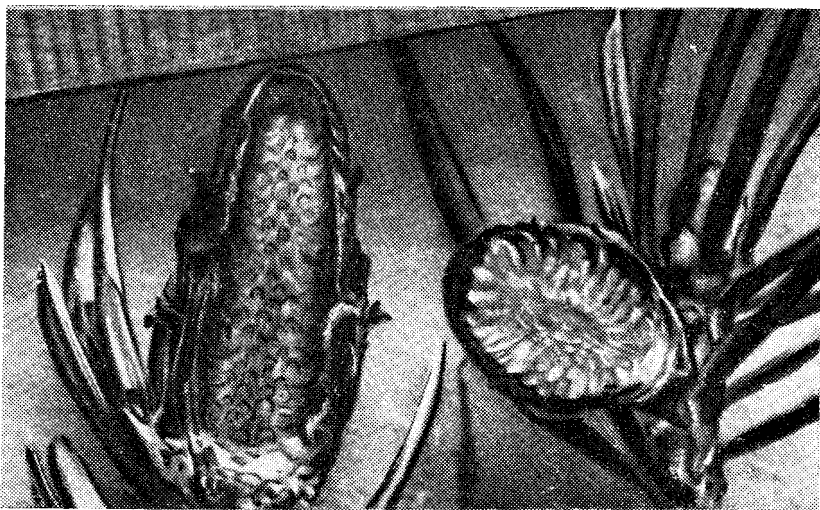


*Рис. 1.* 27 апреля.

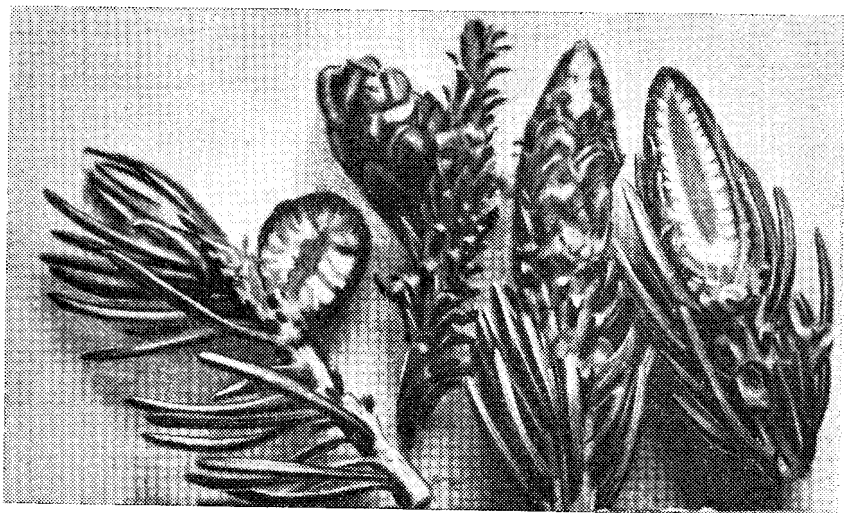


*Рис. 2.* 5 мая.

## ФАЗА БУТНИЗАЦИИ

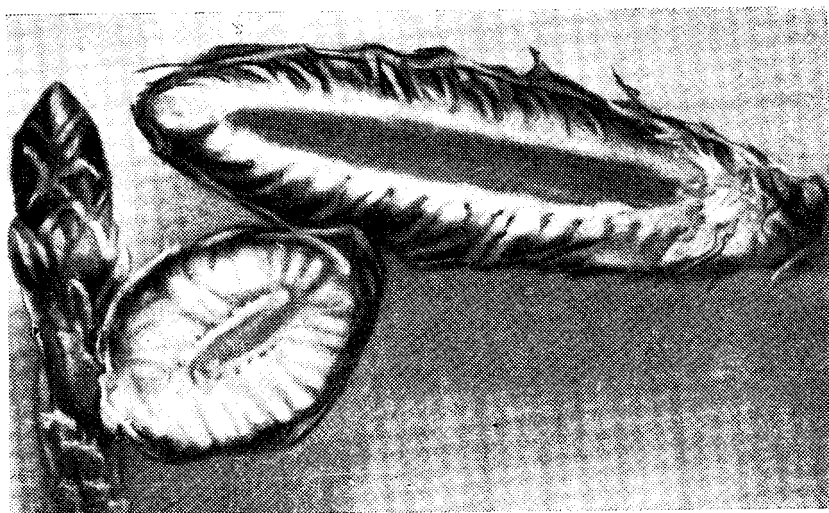


*Рис. 3.* 10 мая.



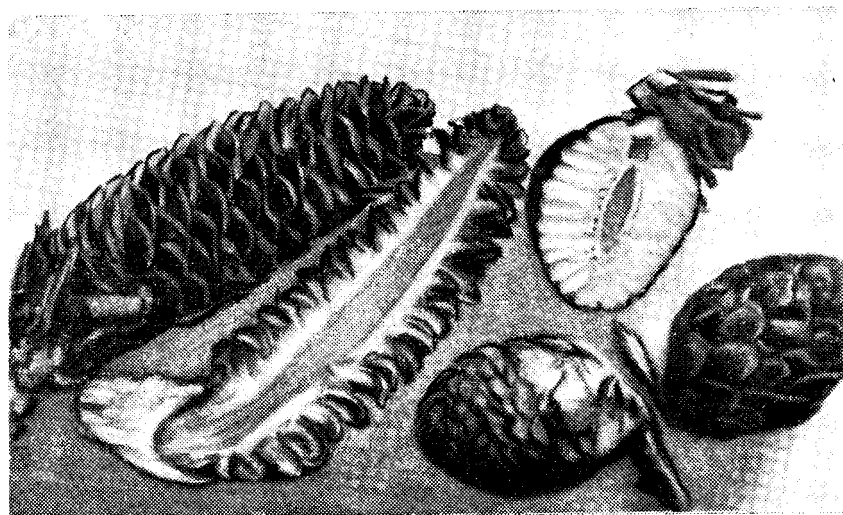
*Рис. 4.* 15 мая.



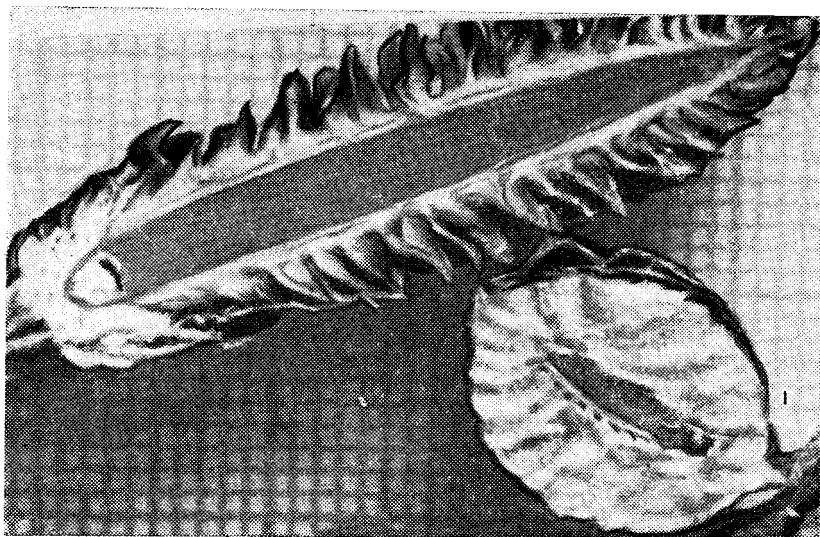


*Рис. 5.* 20 мая.

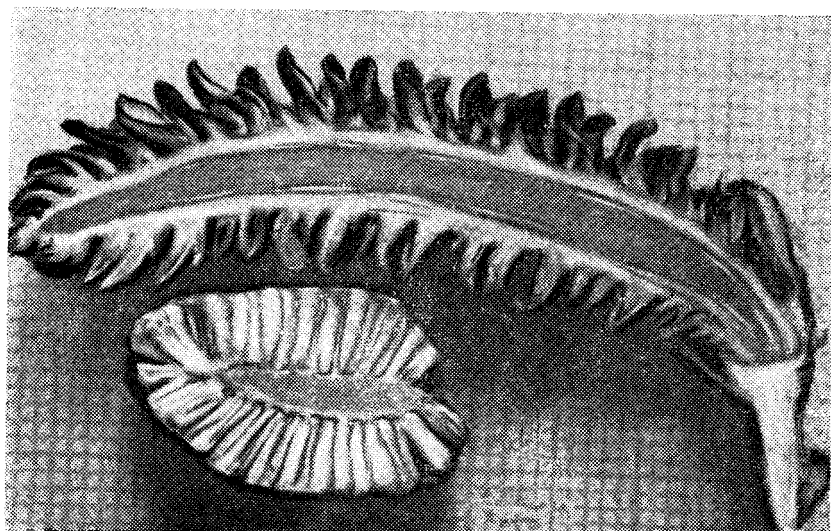
**ФАЗА ЦВЕТЕНИЯ**



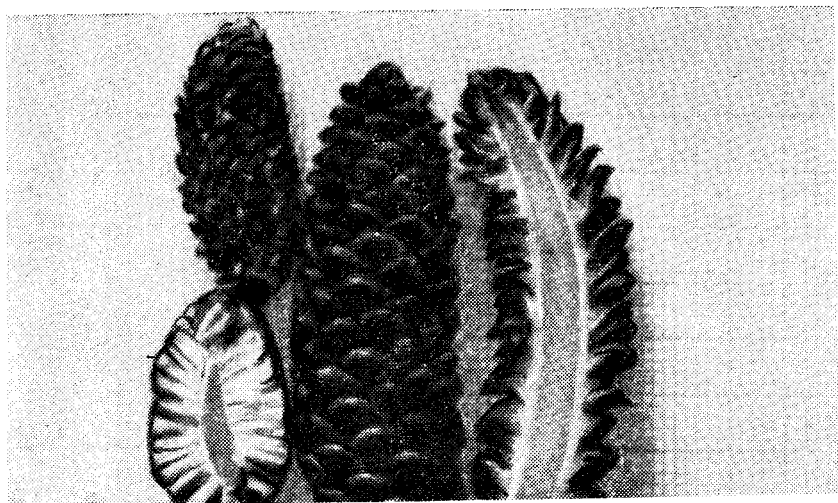
*Рис. 6.* 25 мая.



*Рис. 7.* 29 мая.

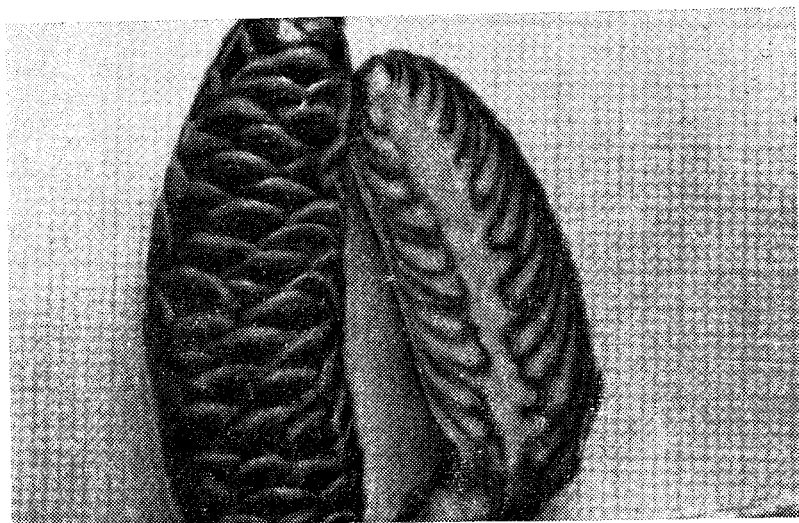


*Рис. 8.* 5 июня.

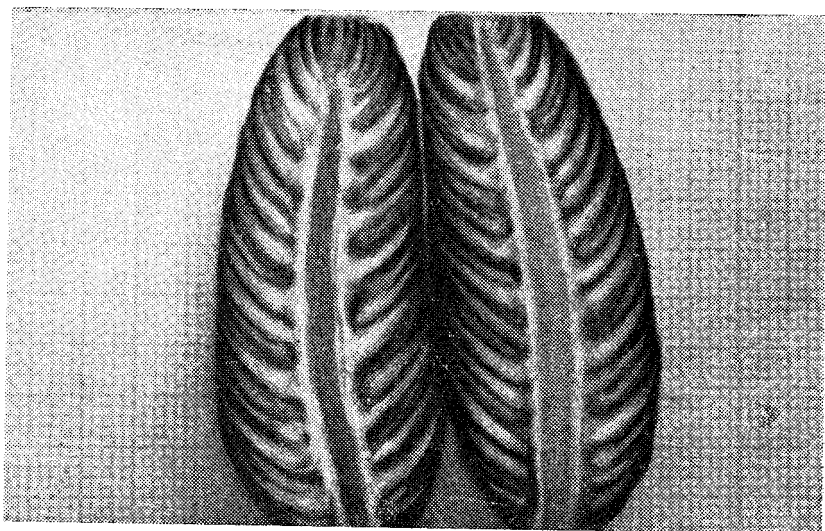


*Рис. 9.* 5 июня.

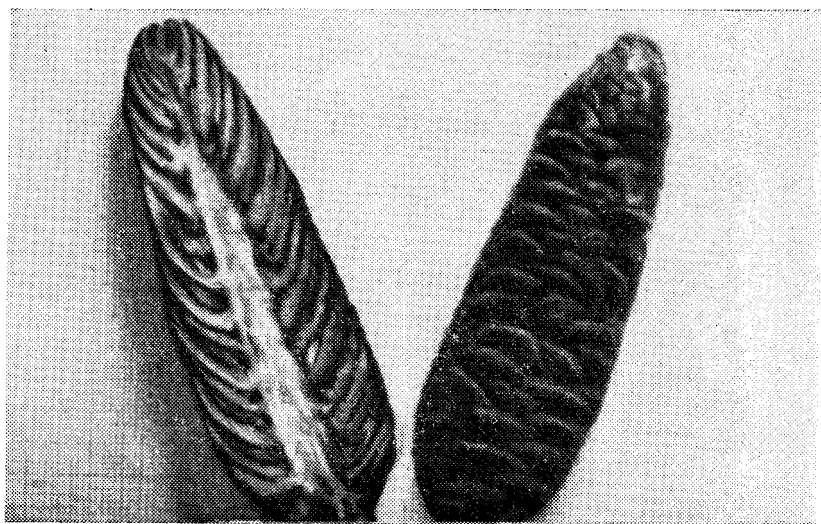
**ФАЗА ПЛОДНОШЕНИЯ**



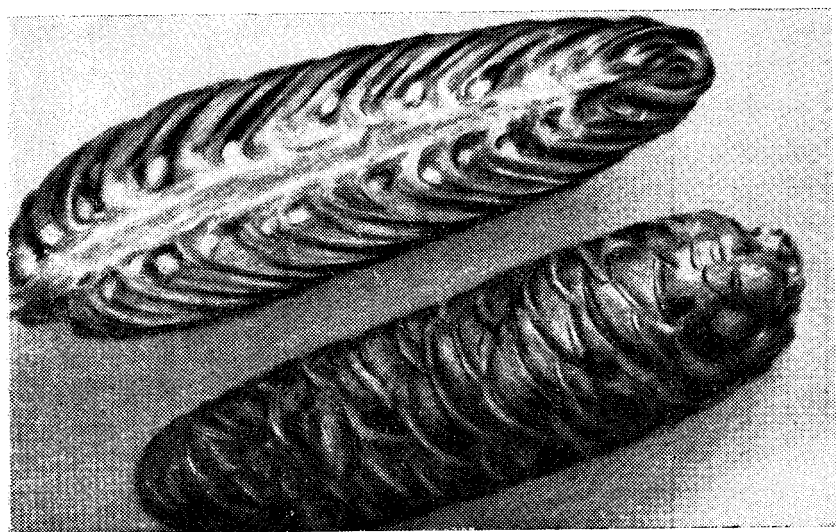
*Рис. 10.* 14 июня.



*Рис. 11.* 19 июня.



*Рис. 12.* 10 июля.



*Рис. 13.* 30 июля.

## СО Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
<b>Введение</b> . . . . .	3
<b>Цветение и плодоношение деревьев ели в связи с метеорологическими условиями</b> . . . . .	8
Фенология развития генеративных органов . . . . .	10
Влияние температуры и осадков на рост генеративных органов . . . . .	19
Влияние температуры и осадков на интенсивность цветения и плодоношения . . . . .	23
Влияние света на рост и развитие деревьев . . . . .	25
<b>Некоторые вопросы питания плодоносящих деревьев ели</b> . . . . .	30
Питание деревьев по высотным поясам . . . . .	32
Питание деревьев по возрастным этапам развития . . . . .	34
Питание и урожайность . . . . .	40
Фосфор и минеральное питание . . . . .	44
<b>Особенности оплодотворения ели тьянь-шанской</b> . . . . .	47
Распространение пыльцы . . . . .	48
Прорастивание пыльцы в питательной среде . . . . .	51
Хранение пыльцы . . . . .	52
Весовые фракции пыльцы . . . . .	53
Инцухт . . . . .	—
Зависимость качества пыльцы от возраста деревьев . . . . .	55

Способность женских шишек к оплодотворению . . . . .	56
Партеногенез . . . . .	59
Физиологическая норма опыления . . . . .	59
<b>Практическое использование особенностей биологии цветения и плодоношения ели тьянь-шанской . . . . .</b>	<b>61</b>
Обсеменение вырубков . . . . .	—
Прогноз семеношения . . . . .	66
К методике селекции . . . . .	83
К вопросу о стимуляции плодоношения . . . . .	92
<b>Заключение . . . . .</b>	<b>101</b>
<b>Литература . . . . .</b>	<b>106</b>
<b>Приложение . . . . .</b>	<b>117</b>

**Михаил Александрович ПРОСКУРЯКОВ**

**БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ  
И ПЛОДОНОШЕНИЯ ЕЛИ  
ТЯНЬ-ШАНСКОЙ  
(В СВЯЗИ С ВОПРОСАМИ  
СЕМЕНОВОДСТВА  
И СЕЛЕКЦИИ)**

Редактор *Н. П. Гусева*  
Обложка художника *В. А. Борисова*  
Художественный редактор *Д. Поляков*  
Технический редактор *Б. Фактор*  
Корректор *С. Борисова*

Сдано в набор 4/XII 1964 г. Подписано к  
печати 9/III 1965 г. УГ00457. Формат  
60×84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>—7 п. л. (7,5 уч.-изд. л.).  
Тираж 1000. Цена 23 коп.  
Издательство «Кайнар»,  
г. Алма-Ата, ул. Кашгарская, 64.

Заказ № 2467. Полиграфкомбинат Главполиграфпрома Государственного комитета Совета Министров Казахской ССР по печати, г. Алма-Ата, ул. Пастера, 39.