ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ «ФЕДЕРАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ЦЕНТР «КРАСНОЯРСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК» (ФИЦ КНЦ СО РАН)
ИНСТИТУТ ЛЕСА ИМ. В.Н. СУКАЧЕВА СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК – ОБОСОБЛЕННОЕ ПОДРАЗДЕЛЕНИЕ ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН)

На правах рукописи



Бажина Елена Васильевна

ЖИЗНЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ *(ABIES SIBIRICA* LEDEB.) В ГОРНЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОЙ СИБИРИ

1.5.15. – Экология

Диссертация на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Красноярск – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ…….. …..6
ГЛАВА 1. СОСТОЯНИЕ ТЕМНОХВОЙНЫХ ГОРНЫХ ЛЕСОВ И ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ ХВОЙНЫХ В СОВРЕМЕННЫХ УСЛОВИЯХ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)…….……13
1.1. Усыхание деревьев видов р.A*bies*……..13
1.2. Процессы половой репродукции хвойных в условиях экологического стресса …….…….....21
1.3. Репродуктивные особенности как основа выживания вида……...26
1.4. Особенности половой репродукции пихты сибирской ……..….30
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ……..... 51
2.1. Ботаническая и экологическая характеристика пихты сибирской….53
2.2. Характеристика районов исследований…… ..58
2.3. Объекты исследований…….....81
2.4. Методики исследований……..……..…....85
ГЛАВА 3. СОСТОЯНИЕ ТЕМНОХВОЙНЫХ ДРЕВОСТОЕВ.……..….97
3.1. Динамика повреждения и закономерности пространственного распределения усыхающих горных древостоев инвазии *Polygraphus proximus* Blandford, 1991-2017 гг……..…… .98
3.2. Особенности современного повреждения древостоев…….…… 105
3.3. Обсуждение результатов исследований……..…….. 107
ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ КРОНЫ ПИХТЫ В ГОРНЫХ ДРЕВОСТОЯХ…….……...112
4.1. Морфоструктура кроны деревьев пихты сибирской ..…….. 112
4.2. Ярусность кроны……..……... 114
4.3. Особенности повреждения деревьев пихты сибирской……. 115
4.4. Изменения угла отхождения ветвей от оси ствола у усыхающих 124

4.5. Морфолого-анатомические показатели побегов и хвои у здоровых и усыхающих деревьев……..... 125

4.6. Фотосинтетическая активность хвои здоровых и усыхающих деревьев (Западный Саян, верхний пояс)…….……..142

4.7 Структурные изменения тканей стволов здоровых и усыхающих деревьев в различных экологических условиях, Восточный Саян…..144

4.8. Химический состав хвои деревьев пихты сибирской…… .149

4.9. Элементный состав хвои в разных биогеографических районах…….....159

4.10. Содержание химических элементов в хвое здоровых и усыхающих деревьев (северо-восточный Алтай)…….....…….....161

4.11. Вегетативное возобновление пихты сибирской (хр. Арадан)…..163

4.12. Обсуждение результатов исследований……..……...165

ГЛАВА 5. РАЗВИТИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧЕК, МИКРО- И МЕГАСПОРОГЕНЕЗ…… .177

5.1. Особенности развития мужских генеративных почек…..…….. .180

5.2. Особенности развития тапетума…….....183

5.3. Мейоз при микроспорогенезе…….....188

5.3.1. Фенология мейоза……... .189

5.3.2. Особенности мейоза……. .191

5.3.3. Нарушения мейоза……. .193

5.4. Развитие мужского гаметофита…….. .209

5.5. Размеры и качество пыльцы в различных условиях произрастания…….. 211

5.6. Мегаспорогенез…….……..……..…..221

5.6.1. Формирование женских почек……..221

5.6.2. Развитие мегастробилов…… .222

5.6.3. Мейоз при мегаспорогенезе……..226

5.6.4. Развитие интегумента……....229

5.6.5. Развитие женского гаметофита…….....231
5.6.6. Развитие архегониев…… 234
5.6.7. Нарушения мегаспорогенеза…….. 238
5.7. Обсуждение результатов исследований…… 240
ГЛАВА 6. ГАМЕТОГЕНЕЗ, ЭМБРИОГЕНЕЗ, НАРУШЕНИЯ РАЗВИТИЯ СЕМЯН, КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ И СЕМЯН……258
6.1. Опыление……258
6.2. Качество пыльцы в тестах *in vitro*…… 260
6.3. Гаметогенез в различных условиях произрастания……265
6.4. Оплодотворение, проэмбрио- и эмбриогенез……268
6.5. Нарушения эмбриогенеза……275
6.6. Качество семян……...279
6.7. Обсуждение результатов исследований……...283
ГЛАВА 7. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЖЕНСКИХ ШИШЕК..288
7.1. Продуктивность деревьев……288
7.2. Семенная продуктивность шишек……...…290
ГЛАВА 8. РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА– ОСНОВА УСТОЙЧИВОСТИ СУЩЕСТВОВАНИЯ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ (ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ)……...301
ЗАКЛЮЧЕНИЕ……326
ПЕРЕЧЕНЬ СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ……328
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ…….…….. 328
ПРИЛОЖЕНИЯ. ……. 403
Приложение А. Характеристика исследованных древостоев……. 404
Приложение Б. Морфометрические параметры побегов пихты сибирской, Восточный и Западный Саяны……408

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследований. В горных экосистемах распределение, состояние и динамика биоценозов жестко регулируются рядом абиотических факторов. Решающее значение имеют высота и рельеф, поскольку они создают градиенты таких факторов, как температура, влажность, солнечная радиация, которые оказывают влияние на состояние растений (Blumthaler et al., 1997; Chevalier et al., 2007; De Vries et al., 2014). Дифференциация условий среды в горах не только резко ограничивает области распространения растений, но и определяет особенности их морфогенеза. В горных экосистемах Сибири, как и в целом в экосистемах умеренного пояса, доминируют хвойные леса. Современные хвойные (Pinóphyta Cronquist, Takht. & Zimmerm. ex Reveal, син. Coniferae Bartl.), несмотря на длительную геологическую историю, представляют процветающую группу растений. Тем не менее в горных лесах наблюдается усыхание некоторых видов часто неустановленной этиологии (Forest decline…, 1989-2003; Woo, 2009; https://www.globalforestwatch.org). Нарушение гомеостаза и усыхание видов рода *Abies* Mill. наблюдается в различных регионах: в Альпах, Гималаях, Аппалачах, Саянах, на Сихоте-Алине, Алтае, Хамар-Дабане (Forest decline…, 1989, 1993; Манько, 1998; Бажина, Третьякова, 2001; Ставников, 2013). Деструктивные факторы, как правило, связаны между собой и действуют комплексно: ветровалы, пожары, загрязнение снижают устойчивость деревьев к фитопатогенам и энтомовредителям, что приводит к возникновению эпифитотий и вспышкам численности вредителей (Fernandez, 1986; Алексеев, Шабунин, 2000; Кривец и др., 2015). Выявление значимых факторов, вызывающих усыхание древостоев и деструкцию лесных экосистем, является одной из актуальных проблем экологических исследований.

Хвойные в естественных условиях размножаются главным образом семенами. Устойчивость и экологическая надежность лесных экосистем в условиях изменяющейся среды определяются реализацией репродуктивного потенциала основных лесообразующих видов. В основе возобновления, выживания, сохранения генетического и биологического разнообразия лежат процессы половой репродукции, обеспечивающие реализацию генетического потенциала вида под контролем среды. Процессы половой репродукции и

размножения контролируются не только абиотическими факторами, но и через систему прямых и обратных связей высшими элементами иерархии биосистем – популяциями и биоценозами. Успех размножения, наряду с адаптированностью к условиям среды, определяет приспособленность популяции (Грант, 1991). В горных экосистемах, как в любой нестабильной среде, репродуктивный успех определяется скоростью размножения и количеством потомков, а не потенциальной емкостью экосистемы. Регулярное прохождение процессов половой репродукции обеспечивает достаточное для возобновления количество семян, что определяет конкурентные внутри- и межвидовые взаимоотношения, устойчивость популяций и состояние лесных экосистем. Выявление особенностей процессов репродукции различных таксонов и экологически дифференцированных групп растений, которые обеспечивают выживание и размножение вида, является одной из центральных проблем эволюционной экологии (Primack, 1993; Teryokhin, 1997).

Степень разработанности проблемы. Любой организм – целостная саморегулирующаяся система, функциональная деятельность которой обусловлена взаимодействием комплекса реакций на внешние воздействия (Одум, 1983; Шмальгаузен, 1983). Процессы развития (и размножения) контролируются абиотическими факторами, популяциями и ценозами (Odum, 1975). В результате наряду с генетическим разнообразием формируются количественные ростовые признаки организма и семенная продуктивность, обеспечивающие выживание вида (Grant, 1975, 1977; Батыгин, 1995; Тренин, 2010). Генеративный цикл растений включает процессы рекомбинации, создающие генетическую изменчивость, и половой процесс (Тырнов, 2000; Цвелев, 2000). Новые комбинации генов реализуются в процессе эмбриологического развития. Исследования морфогенеза и особенностей процессов репродукции в различных условиях позволяют выявить особенности реализации репродуктивного потенциала вида. Оценка реакции органов половой репродукции на действие факторов и изменений среды позволяет дать характеристику надежности вида как биосистемы и перспективности его существования в конкретных условиях. Однако, несмотря на достаточное внимание к динамике нарушенных темнохвойных экосистем (Борусевич, 1982;

Воронин, 1989; Алексеев и др., 1999; Kharuk et al., 2017, 2020 и др.), репродуктивные процессы основных лесообразователей практически не изучаются.

Цель и задачи исследований. Цель исследований – оценка жизненного состояния древостоев и анализ процессов половой репродукции пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в экосистемах гор Южной Сибири, определение влияния экологических факторов на формирование семян.

Для достижения поставленной цели предусматривалось решение следующих задач:

1. Оценить состояние темнохвойных горных древостоев;
2. Изучить строение кроны, побегов и химический (элементный) состав хвои пихты сибирской в разновысотных горных экосистемах, разработать критерии оценки состояния деревьев;
3. Провести сравнительное изучение особенностей морфогенеза мужских и женских генеративных почек, споро- и гаметогенеза, качества пыльцы и семян в оптимальных условиях произрастания, в нарушенных лесных экосистемах, при акклиматизационном стрессе (интродукционные популяции);
4. Изучить особенности эмбриогенеза и жизнеспособность семян пихты сибирской в различных условиях произрастания;
5. Оценить семенную продуктивность пихты сибирской.

Научная новизна. Впервые для горных экосистем региона (Алтае-Саянской и Прибайкальской лесорастительных областей, горно-таежных экосистем южной части Енисейского кряжа) дана оценка жизненного состояния темнохвойных древостоев, выявлены особенности химического состава и распределение химических элементов в хвое по кроне здоровых и усыхающих деревьев пихты сибирской. На основе анализа структуры кроны усыхающих модельных деревьев разработаны морфологические критерии нарушения и шкала оценки состояния деревьев пихты сибирской по характеристике кроны. Сравнительное изучение процессов формирования генеративных структур, микроспорогенеза и качества пыльцы, семян и семенной продуктивности *A. sibirica* в оптимальных условиях произрастания и в условиях экологического стресса (разновысотные горные древостои, повышенный уровень загрязнения

среды, интродукционные популяции) позволило охарактеризовать репродуктивные процессы пихты сибирской, определить критические фазы развития и причины стерильности семян. Показаны функциональные зависимости процессов половой репродукции пихты сибирской от экологических факторов – температуры, влажности, высоты произрастания, биотических взаимодействий, гравитационного поля Земли, воздействия технологических процессов, обоснована надежность систем репродукции вида.

Теоретическая и практическая значимость работы. Оценка состояния деревьев в различных экосистемах, выявление факторов, оказывающих влияние на процессы половой репродукции (температура, влажность, биотические взаимодействия, технологические процессы), позволили охарактеризовать устойчивость и экологическую надежность вида в условиях изменяющейся среды. Характеристика ответной реакции деревьев пихты сибирской на действие экологических факторов, в том числе и технологических процессов, полученные данные о состоянии древостоев, динамике и особенностях процессов полового размножения на уровне популяций вносят вклад в создание теоретической базы характеристики репродуктивной активности вида. Понимание особенностей, обеспечивающих выживание вида в резких градиентах среды, возможностей управления процессами в интересах охраны и рационального использования биологических ресурсов важно для оценки экологических функций горных лесов, организации систем управления и ведения лесного хозяйства. Морфологические изменения архитектуры крон, строения побегов, состава хвои, а также структурные нарушения развития и изменения качества пыльцы пихты сибирской позволяют оценивать состояние деревьев независимо от лесорастительных условий, что актуально при проведении системного экологического мониторинга лесов. Характеристика репродуктивных процессов пихты сибирской в разновысотных горных экосистемах Сибири, выявление причин стерильности семян могут служить основой эколого-генетических исследований, разработки региональных программ сохранения, восстановления и рационального использования вида.

Методология и методы исследования. Основой методологии исследований являлись экосистемный и популяционный подходы, учитывающие

особенности объектов исследований, а также мультифакторный анализ явлений, влияющих на развитие генеративных органов деревьев. Исследования выполнены на 63 постоянных и временных пробных площадях, заложенных в ненарушенных лесных экосистемах, в разновысотных усыхающих горных древостоях, в условиях техногенного загрязнения, при акклиматизационном стрессе (интродукции). Автором проведен анализ более 300 модельных деревьев, изготовлены и проанализированы временные цитологические препараты делящихся микроспороцитов и постоянные препараты развивающихся генеративных почек, микро- и мегастробилов, оценена семенная продуктивность шишек и качество семян на 20 пробных площадях (ПП, более 4500 шишек), отобраны образцы хвои (по 10 деревьев на ПП) на 37 ПП, выполнены их морфологический и элементный анализы.

В работе использовались морфологические, физиологические, цитологические, эмбриологические, биохимические, аналитические методы исследований (Паушева, 1980; Алексеев, 1989; ГОСТ 13496.4–93 и др.). Комплекс полевых и экспериментальных исследований позволил получить репрезентативные данные, выполнить их систематизацию и анализ. Статистическая обработка результатов исследований с использованием методов корреляционно-регрессионного, дисперсионного анализов, метода главных компонент – PCA (Statistica-10) позволила выявить зависимости процессов семеношения от экологических факторов. Примененные методологические подходы обеспечивают надежность полученных данных, современные методы их обработки и анализа – объективную интерпретацию результатов, выявление взаимосвязей и закономерностей. Работа выполнялась в рамках ряда госбюджетных тем, поддерживалась грантами.

Положения, выносимые на защиту:

1. Состояние пихты сибирской в темнохвойных горных лесах Сибири и особенности морфологии кроны определяются комплексом экологических факторов: температурой и влажностью воздуха, обусловленных высотной поясностью, уровнем техногенного загрязнения, биотическими повреждениями.
2. Спектр многовариантности жизненных форм пихты сибирской зависит от степени воздействия абиотических факторов. Универсальным биомаркером

нарушения гомеостаза деревьев является утрата плагиотропической реакции ветвей первого порядка.

3. Увеличение частоты нарушений развития и снижение качества пыльцы происходит в усыхающих горных древостоях, при повышении уровня загрязнения, в интродукционных популяциях.

4. Устойчивость вида в горных системах Сибири обеспечивает экологическая надежность генеративной системы (непрерывное устойчивое семеношение, высокая семенная продуктивность шишек).

Степень достоверности и апробация результатов. Комплекс полевых и экспериментальных исследований позволил получить репрезентативные данные, использованные методы обработки и анализа данных интерпретировать полученные результаты. Материалы диссертации представлены на конференциях: «Baikal as a natural laboratory for global change» (Irkutsk, 1994), II межд. конф. по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург) 2002, «Реконструкция гомеостаза», «Концепция гомеостаза», (Красноярск, 2001-2018), съезд ВОГиС (Москва, 2004), школах «Эмбриология, генетика и биотехнология» (Санкт-Петербург, 2005; Уфа, 2007; Саратов, 2009; Ялта-2022), «Факторы устойчивости растений в экстремальных природных условиях и техногенной среде» (Иркутск, 2013), Eurogard V-VII (Finland, 2009; Greece-2012; Paris-2015), VI Съезд биофизиков России (Сочи, 2019), «Земля и космос» (Санкт-Петербург, 2020), «Научные основы устойчивого управления лесами» (Москва, 2018-2020), «Растительные системы в условиях глобальных изменений» (Владивосток, 2022), «Лесные экосистемы бореальной зоны: биосферная роль, биоразнообразие, экологические риски» (Красноярск, 2024), «Природные парки России: итоги деятельности и перспективы развития» («Ергаки», 2025).

Личный вклад автора заключается в постановке цели и задач, разработке идеи научного поиска и методических подходов, реализации исследований (1991–2025 гг.), обобщении литературных и полученных экспериментальных данных, формулировке основных положений и выводов. Автором проведены: оценка жизненного, санитарного и лесопатологического состояния древостоев, анализ модельных деревьев, развития генеративных органов, изготовлены и проанализированы временные и постоянные цитологические препараты, анализ семенной продуктивности шишек и качества семян, отобраны образцы хвои.

Автором совместно с д.б.н., проф. И. Н. Третьяковой разработан метод оценки состояния и репродуктивной активности деревьев пихты сибирской на основании морфологических изменений кроны (Третьякова, Бажина, 1995; Бажина, 2020).

Публикации. По материалам диссертационной работы опубликовано 186 работ, в том числе – 44 в изданиях, рекомендуемых ВАК для публикации основных результатов диссертации на соискание ученой степени доктора наук по направлению «Биологические науки», более 130 материалов конференций, и симпозиумов различного уровня. Материалы использовались при составлении учебно-методических пособий.

Организация исследований. Сбор, обработка, анализ материалов исследований выполнены в рамках базовых проектов Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН (1991-2025 гг.), поддерживалась грантами РФФИ и ККФН – 10F052M, 99-04-48578, 01-04-06229, 11-04-00281, 20-05-00540, 20-15-50118 и др. Завершающие этапы работы (компоновка, структуризация, обсуждение материалов) выполнены также в рамках научно-исследовательских тем СФУ (2022-2025 гг.).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, Заключения, списка литературы, приложений. Работа изложена на 416 страницах, содержит 327 страниц основного текста, 56 таблиц, 109 рисунков, 14 стр. приложений. Список литературы включает 852 наименования, в т.ч. 434 на иностранных языках.

Благодарности. Автор признательна академику РАН Е. А. Ваганову за поддержку исследований, проф. В. А. Алексееву, проф. И. Н. Третьяковой, д.б.н. Назимовой Д. И. и коллективам лабораторий лесной генетики и селекции, физико-химической биологии древесных растений, техногенных лесных экосистем и мониторинга леса ИЛ СО РАН, а также к.б.н. Н. В. Пахарьковой и коллективу лаборатории биогеохимии экосистем (СФУ), проф. П. И. Аминеву (СибГУ им. М. Ф. Решетнева) за плодотворное сотрудничество, д.б.н. О. П. Камелиной (БИН РАН) за ценные советы и обсуждение результатов исследований, к.б.н. В. В. Кожечкину и сотрудникам национального парка «Красноярские Столбы», заповедников «Кузнецкий Алатау», «Алтайский» за помощь в сборе материалов исследований.

ГЛАВА 1. СОСТОЯНИЕ ТЕМНОХВОЙНЫХ ГОРНЫХ ЛЕСОВ И ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ ХВОЙНЫХ В СОВРЕМЕННЫХ УСЛОВИЯХ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

В последние десятилетия во многих регионах планеты наблюдается ухудшение состояния и усыхание лесных древесных видов (Johnson, Siccama, 1984, Forest decline., 1989, 1995, 1997, Morikawa et al., 1990, Селочник, 2008). Это явление получило название "новая болезнь усыхания лесов" (new forest decline, forest damage, forest dieback). Усыхание различных видов хвойных наблюдается с конца XIX столетия, масштабные повреждения в лесах Европы отмечаются с 1950-х гг., а с начала 1980-х гг. – достигло глобальных масштабов (Forest Decline., 1993, 1995). В последние десятилетия усыханию подвержено значительное количество древесных видов в Евразии, Южной и Северной Америке, Африке, Австралии. Ослабление, деградация и гибель деревьев в лесных экосистемах характеризуется видоспецифичностью, беспрецедентной степенью и интенсивностью распространения (Burschel, 1985, Schutt, Cowling, 1985, Moosmayer, 1988, Hartmann et al., 2018). Очаги усыхания могут охватывать довольно обширные пространства – от нескольких до сотен гектар, в большей степени усыханию подвержены хвойные леса. Исследования, проведенные в лесных экосистемах Европы, показали, что усыхание охватывает широкий спектр условий произрастания, но особенно масштабно феномен проявляется в древостоях с высокой и повышенной концентрацией поллютантов. Пространственное распределение поврежденных древостоев, при этом, как правило, не связано, а временное распределение – не всегда связано с хорошо идентифицируемыми инструментально климатическими событиями и стрессами (Schropfer,1981,Burschel,1985, Schutt et al.,1985, Allen, 2015,Anderegg et al., 2022).

1.1. Усыхание деревьев видов р. *Abies*

Виды р. *Abies* (Mill.) оказались чувствительными к воздействию неблагоприятных изменений среды. В течение XX столетия пихтовые леса интенсивно усыхали на территории ряда европейских стран, США, Канады,

России, в Восточных Гималаях (Воронин, 1989, Furucawa et al., 1990, Третьякова, Бажина, 1995, Манько, Гладкова, 1995, 1999, Forest Decline., 1995, Алексеев, 1999). Усыхание пихты белой (*Abies alba* Mill.) – "Tannensterben" в лесах Саксонии и Флоссенбурга (Бавария) описано в работах F. Neger (1908) и E. Wiedemann (1927). Усыхающие деревья характеризовались снижением прироста, опадением хвои, отмиранием ветвей снизу вверх по кроне дерева, вследствие чего на вершине формировалось так называемое "аистово гнездо". Во второй половине XX столетия усыхание *A. alba* в горных лесах Центральной Европы приобрело катастрофический характер (Scholz, 1981, Eckstein et al., 1983, Kramer, 1982, 1986, Ballach, 1984, Bach, 1985, Moosmayer, 1988, Schmid-Haas, 1989, Iverson, Prasad, 1998). Отмечено, что "Tannensterben" стало общим термином для повреждения деревьев *A. alba*, вызываемого причинами различной этиологии, но имеющего сходные симптомы (Horteis, Schmidt, 1986, Kandler, 1992).

Отмирание пихты белой наблюдалось в различных лесорастительных условиях, при этом какие-либо зависимости между интенсивностью усыхания и составом древостоя не выявлены (Bertchold, 1981). В то же время, между деревьями, растущими на одном участке, выявлены большие индивидуальные различия по степени поражения: наиболее подвержены повреждению доминантные деревья 1 и 2 классов Крафта (Wagner, 1980, Schropter, 1984, Medwecka-Kornas, Gowronski, 1990). У усыхающих деревьев наблюдаются хлорозы, некрозы, сокращение продолжительности жизни хвои, изреживание кроны, уменьшение приростов, нарушаются физиолого-биохимические процессы, изменяются характеристики древесины и химический состав хвои: накапливается хлор, азот и фосфор и одновременно снижается содержание кальция, во флоэме, напротив, накапливается кальций и марганец, снижается содержание азота, фосфора, калия и магния (Neger, 1908, 1924, Bauch et al., 1979, Bertchold et al., 1981, Holdgate, Leibundgut, 1981, Ulrich, 1981, Aldinger, Kremer, 1985, Landmann, 1987, Schmid-Haas, 1989). Повреждаются преимущественно древостои, растущие на почвах, бедных катионами. Исследования, выполненные на модельных деревьях *A. alba*, показали, что у усыхающих деревьев вследствие нарушения

транспирации, увеличивается влажность древесины. В ветвях, в нижней части ствола и корнях появляется область так называемой Nasskern – "мокрой древесины" (гнили), сначала веретеновидная, затем она принимает звездообразную форму, окружая клетки лучевой паренхимы (Schuck, 1981, Schutt, 1981, Ulrich, 1981). В корнях, имеющих Nasskern, отмечалось исчезновение углеводов, обесцвечивание клеток, наличие бактерий как в пораженном участке, так и вокруг него (Lang, 1981). У некоторых деревьев формируются перегородки, очевидно, для ограничения разрастания Nasskern (Lang, 1981, Schutt, 1981). В целом, корневые системы больных деревьев более поверхностные и имеют меньше микоризы (Reiter, 1981).

Исследования радиального прироста деревьев пихты белой в Германии показали достоверное уменьшение его в 1917-1925, 1943-1951, 1973-1983гг. (Seitschek, 1981, Becker, 1989, Eckstein, 1983). Эти периоды соотносятся с последовательностью лет с резко выраженным дефицитом осадков. В связи с этим Б. Ульрих (Ulrich, 1981) предложил следующую гипотезу, объясняющую причины гибели пихтовых лесов: в холодные, влажные годы богатые азотом выделения из корней легко разлагаются и происходит их накопление в почве. В сухие годы запасы азота минерализуются и в почве начинается подкисление (ацидификация). Если подкисление ведет к образованию и накоплению соединений алюминия в почвенном растворе, то происходит повреждение корней, ведущее к уменьшению прироста. Однако, изменения прироста в 1973-1983 гг. в лесах Европы не могут быть объяснены только климатическими изменениями. Установлено несовпадение кривых прироста пихты с елью и другими видами, что отражает ее специфическую чувствительность к факторам, которые влияют на *A.alba* (Forest Decline., 1995).

Усыхание *Abies densa* Griff. вследствие воздействия атмосферной засухи происходит в Восточных Гималаях, где в радиусе сотен километров нет источников загрязнения, хотя теоретически возможен глобальный перенос поллютантов (Donaubauer, 1995). Повреждения наблюдаются на высотах 3600-4000 м над ур. м., симптомы болезни здесь подобны тем, которые описаны для

A. alba в лесах Центральной Европы: преждевременное старение деревьев, появление "аистова гнезда", утрата хвои, возникновение "мокрой древесины", у старовозрастных деревьев наблюдается подверхушечное усыхание. В качестве основной причины усыхания рассматриваются атмосферные засухи, участившиеся в последние годы в Гималаях в период муссонов. Поскольку в горах отмечается чрезвычайно высокое количество осадков в течение вегетационного периода, деревьям не требуется глубокая корневая система. Один или несколько сухих сезонов не ослабляют дерево физиологически. Однако, когда они случаются часто один за другим, корневая система оказывается неспособной обеспечить дерево водным питанием, ксилема не функционирует, нарушается восходящий ток питательных веществ.

Широкомасштабное усыхание другого вида – пихты белокорой в елово-пихтовых лесах Дальнего Востока, формируемых *(Abies nephrolepis* (Trautv.) Maxim и *Picea aganensis* (Lindl. Et Gord.) Fisch. ex Carr.) так же, как и на востоке Северной Америки началось в самый сухой период века: 1964-1966 гг. (Манько, Гладкова, 1995, 1999). На Дальнем Востоке усыхание пихтово-еловых лесов начинается с единичных массивов, затем изолированные очаги смыкаются между собой, деградация распространяется на целые массивы. При этом, в очагах усыхания наблюдается удовлетворительное естественное возобновление, подрост вполне жизнеспособен. Исследования особенностей почвообразования в усыхающих лесах выявили, что, в большинстве случаев, фактором, предрасполагающим к усыханию, являются почвенные условия. В отдельных местообитаниях усыхание может происходить под влиянием иссушения или, напротив, переувлажнения почв, обедненности их элементами минерального питания (Гладкова, 1997, Манько, Гладкова, 2001).

Интенсивное усыхание пихты сибирской наблюдается в последние несколько десятилетий и в экосистемах гор Южной Сибири - хр. Хамар-Дабан (отмечается с 1970-х гг.) Западного и Восточного Саян (середина 1980-х и начало 1990-х гг.), несколько позже – конец 1990 и начало 2000-х гг. – в горах Кузнецкого Алатау и северо-восточного Алтая (Галазий, Моложников, 1982,

Массель, и др., 1986, 1989, Воронин, 1989, Третьякова, Бажина, 1994-1996, Санина и др., 2004, Воронин, Соков, 2005, Бажина, 2017, 2018а, б, Павлов и др., 2020). Анализ пространственного распределения усыхающих пихтовых древостоев и предположения о причинах, их вызывающих (по литературным данным) приведены в таблице 1.1. У усыхающих деревьев пихты сибирской отмечается падение радиального прироста, изменение структуры, дехромация и дефолиация крон, преждевременное старение и изменения химического состава хвои. В то же время, сведений об усыхании пихтовых лесов в южной части ареала – Тянь-Шань, Джунгарский Алатау (Бикиров, 1984) не поступает.

Первоначально предполагалось, что изменения в состоянии пихты сибирской, растущей в Байкальском регионе, вызваны загрязнением атмосферы (Галазий, Моложников, 1982, Михайлова, Воронин, 1988, Воронин, 1989, Павлов, 1995, Зиганшин, 2008). Содержание воздушных поллютантов в Байкальском регионе превышало допустимые нормы (Массель и др., 1989, Батраева, 1990, Урбанавичене, Урбанавичюс, 1998), до 35% поллютантов – результат локального загрязнения от промышленных районов Иркутской области, около 15% приносится с территорий, отстоящих от Байкала более чем на 1000 км к западу (Чебаненко, 1988). Положение усугубляется орографической изолированностью оз. Байкал – особенности атмосферной циркуляции Байкальской котловины таковы, что обмен воздушных масс между озером и окружающим пространством затруднен, поступающие с запада поллютанты выпадают на южное и юго-восточное побережье (Павлов, 1995). Загрязнение южной части котловины оз. Байкал, определенное по содержанию микроэлементов в снегу, в пять раз выше, чем средней части и в 1.5-2 раза выше, чем северной (Чебаненко, 1988). Площадь ослабленных лесов юго-восточного побережья оз. Байкал на конец XX столетия оценивалась в 200-350 тыс. га (Настоящее и будущее., 1994, Плешанов, Морозова, 2009). Для основных очагов повреждения характерна приуроченность к среднегорным ярусам рельефа (Зиганшин и др., 1986).

Таблица 1.1 – Локализация усыхающих темнохвойных древостоев горных экосистем Южной Сибири

Авторы, горная система	Высота, н.ур. м., м	Экспозиция склонов	Усохшие в целом	Причины
Хамар-Дабан: Галазий, Моложников, 1982, Михайлова, Воронин, 1988, Воронин, 1989, 2005, Карбаинов, 1993, Павлов, 1995, Зиганшин, 2008, Плешанов, Морозова, 2009, Воронин и др., 2013, 2020	900-1250	Юго-восточное побережье, северный макросклон		Техногенное загрязнение, фитопатогены
Западный Саян: Rock et al., 1991	1037-1357	Западный макросклон		Техногенное загрязнение
Западный Саян: Kharuk et al., 2003-2021,Petrov et al., 2019: 2003г. 2007г. 2010г. Хамар-Дабан, 2003, 2006, 2010	670-930 650-990 530-1000 1000-1500	Западный макросклон: юв, ю, юз, з, сз, с склоны Ю, юз, з, юв, сз, в, св, с Юз, ю, юв, з, сз, с, св, в Св, с, в, сз, з юз, юв, ю	З, юз, ю, св, с, юв, в	Засуха
Кривец, 2008-2015, Кривец и др., 2024	Западно - Сибирская равнина			*P. proximus*
Кузнецкий Алатау: Баранчиков, 2013	561 п.Балыкса			*P. proximus*
Баранчиков 2015г.	620			*P. proximus*
Восточный Саян: Павлов и др.,2009,2020	270-700			Фитопатогены
Кузнецкий Алатау, хр. Хамар-Дабан Западный Восточный Саяны: Зуев и др., 2015, Короткова, 2017	450-2000			Тропосферный озон

Максимальное угнетение отмечалось в средневозрастных насаждениях бадановых, кашкаровых, горнокаменистых, крупнотравных и пихтово-стланниковых групп типов леса (Воронин, 1989). Таксационный анализ показал, что ухудшение состояния древостоев не связано со старением, т.к. максимальное угнетение испытывают наиболее продуктивные средневозрастные древостои (Карбаинов, 1993). Аналогичное явление наблюдается и в горных лесах *A. alba* Бабьегурского заповедника в Карпатах (Борусевич, 1982).

У усыхающих деревьев пихты сибирской снижается интенсивность ксилогенеза, в хвое накапливаются сера и пролин, падает содержание глутаминовой кислоты, изменяется элементный состав, снижается фотосинтез (Массель и др., 1989, Батраева, 1990, Кудашова,1999, Меняйло, 2001, Санина и др., 2004, Третьякова и др., 2008). Известно, что трансформация метаболизма у растений приводит к нарушениям продукционных процессов (Барахтенова, 1993, Серегин, Кожевникова, 2006). В частности, установлено, что чрезмерное поглощение химических элементов при загрязнении вызывает дисбаланс элементного состава хвои, что отражается на процессах роста и развития (Сухарева, Лукина, 2004, Серегин, Кожевникова, 2006, Михайлова и др., 2010). При достаточном количестве минеральных веществ в почве поступление их в растения не зависит от состояния процессов роста, при ослаблении роста (и метаболизма) элементы накапливаются в тканях (Судачкова, 1984).

В очагах усыхания пихты сибирской наблюдается интенсивное заражение грибными заболеваниями - в Байкальском регионе до 92% обследованных деревьев поражено сердцевинными гнилями и до 90-100% - раково-некрозными заболеваниями крон (Яновский, 1986). В усыхающих древостоях создаются благоприятные условия для размножения усача (*Monochamus urussovi* Fisch.) (Яновский, 1984, Рожков, Морозова, 1986), переносимые усачом грибы-симбионты приводят к еще большему ослаблению пихтовых древостоев (Ветрова и др., 1992, 1995). Повреждение пихтовых лесов в горах Кузнецкого Алатау, сопровождающееся распространением эпифитотий грибных заболеваний: ржавчинного (*Melampsorella caryophyllacearum* G. Schrot. = *M. cerastii* Wint.), а

также побегового рака (*Durandiella sibirica* Chabounine), приуроченного к мужским генеративным побегам, наблюдается на территории более 450тыс. га (Алексеев и др., 1999, Алексеев, Шабунин, 2000). Летальность инфициированных раком взрослых деревьев невелика, однако массовое отмирание микростробилов, вызываемое этим патогеном, обедняет и так невысокое генетическое разнообразие пихты сибирской (Экарт, 2006). В результате повреждений происходит не только снижение прироста фитомассы, но и создание площадей риска на огромных территориях, снижение устойчивости деревьев и древостоев. В последние годы в Сибири отмечено массовое усыхание пихтовых древостоев вследствие инвазии нового вредителя – дальневосточного полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford) (Баранчиков, 2012, Кривец, 2015, Дебков, 2020). Деревья, имеющие гнили, с повышенной интенсивностью роста, тонкомерные и тонкокорые повреждаются полиграфом в первую очередь. В очагах массового размножения вредитель заселяет деревья любого возраста, а также средний и крупный подрост пихты диаметром от 6 см, что делает его особенно опасным. Уничтожая деревья до их вступления в возраст семеношения, полиграф оказывается способным не только привести к деградации пихтарников, но и создать локальную угрозу существованию пихты сибирской.

Усыхание *A. sibirica*, как и других видов в лесах Европы, Северной Америки и других регионов, свидетельствует о глобальном характере повреждения рода *Abies*. Это позволяет предположить, что оно связано с глобальными изменениями в биосфере (Knaβe, 1976, Duinker, 1987, Donaubauer, 1995). В последние годы некоторые исследователи в качестве основной причины усыхания *A. sibirica* (по аналогии с *A. alba* и др. видами) рассматривают аридизацию (Kharuk et al., 2017). Усыхание пихтовых древостоев в горных экосистемах связывают и с вековыми сукцессионными сменами растительности, древностью данного рода, изменением содержания озона (Schutt, 1981, Eckstein et al., 1983, Cowling, 1986, Visser, Molinaar, 1992, Zuev et al., 2016).

Таким образом, в настоящее время консенсус о предрасполагающих и триггерных факторах, вызывающих усыхание пихты сибирской в лесных

экосистемах Сибири, не достигнут. При этом, сведения о характере репродуктивных процессов в усыхающих пихтовых древостоях, за исключением наших работ для гор Южной Сибири, практически отсутствуют.

1.2. Процессы половой репродукции хвойных в условиях экологического стресса

Негативные факторы (климатические экстремумы, усыхание, техногенное загрязнение) действуют на растения комплексно, причем отдельные органы (или периоды развития) могут характеризоваться различной чувствительностью к их действию. Для разработки рационального использования и охраны лесных ресурсов, обоснования принципов и методов прогнозирования их состояния, сохранения биоразнообразия, системного экологического мониторинга необходимо установление пределов толерантности и устойчивости организма (и вида в целом), оценка адаптивной способности популяций. Согласно закону Либиха-Шелфорда интенсивность воздействия фактора определяет характер его влияния на организм (благоприятное/стрессовое). С точки зрения экологии, состояние организма, когда он «выпадает» за рамки привычной ему экологической ниши характеризуется как «стресс» (Steinberg, 2012). Г. Селье (Selye, 1936) определял «стресс» как неспецифический ответ организма, «общий адаптационный синдром», представляющий собой усилие организма приспособиться к новым условиям существования. При этом на клеточном уровне изменяются мембраны, происходят структурные перестройки генома, развиваются ER-стресс, ROS-стресс, а затем и угнетение функционирования организма вплоть до его гибели, что приводит на популяционном уровне к уменьшению приспособленности, снижению численности популяции, изменению её возрастной и генетической структуры (Даев, 2019, Amen et al., 2019). В то же время стрессы и, в частности, «экологические стрессы» рассматриваются как эффективные триггерные механизмы эволюции (Терехин, 1996, Эмбриология цветковых., 2000).

Понятие «стресс-реакции» или «общего адаптационного синдрома» как ответа на давление факторов окружающей среды, превышающих некую

критическую величину, разработано К. Бернаром (1878) и У. Кэнноном (1935). В работах Кеннона получила развитие концепция «гомеостаза», как стабильное состояние живого организма, параметры которого могут колебаться только в определенных пределах, за которыми поддержание гомеостаза становится невозможно, возникают необратимые изменения и организм погибает. Часто «гомеостаз» трактуется как универсальное, фундаментальное биологическое понятие, отражающее свойство жизни и проявляющееся на всех уровнях организации живого (от клетки до экосистем) (Реконструкция гомеостаза, 1998). Сохранять гомеостаз вида (и популяции) позволяет репродуктивная система – корреляции и сопряженность протекания полового и бесполого процессов, гетеро- и гомофазная репродукция, т.е. семенное и вегетативное возобновление (Эмбриология цветковых., 2000). При этом термин «репродукция» мы используем для обозначения образования новой особи, «размножение» – для увеличения числа половых и неполовых потомков, а «половая» добавляем, т.к. «…для того, чтобы знать с каким типом потомков мы имеем дело, к термину «репродукция», но не к термину «размножение», можно добавить определение «половая» (гетерофазная репродукция) или «бесполая» (гомофазная репродукция)…» (Батыгина, 2000, с. 37).

Особенно сильные воздействия на биосистемы, часто приводящие к нарушению их гомеостаза (динамического равновесного состояния) на уровне экосистем, оказывают последствия антропогенной деятельности – химизация воздуха («техногенное загрязнение», «air pollution»), почв, воды, лесные пожары и пр. (Odum 1975, 1983). Вследствие этого нарушается равновесное состояние биосферы и возникают глобальные экологические проблемы. При этом концентрация загрязнителей, форма и продолжительность воздействия соединений, тип загрязнения (кислый, щелочной, смешанный) имеют критическую роль (Анисимова и др., 2000). Экологическая надежность экосистем, т.е. способность к восстановлению и саморегулированию определяется не только их энергетическим балансом и видовым разнообразием, обеспечивающим возможности экологического дублирования, но также

реализацией репродуктивного потенциала – семенной продуктивностью видов-доминантов и видов-эдификаторов.

Организмы эволюционировали в сторону разнообразия путей стресс-ответа, нейтрализующих разрушительные эффекты стресса и восстанавливающих гомеостаз. Однако, если внутренний или внешний стресс превышает пределы стрессоустойчивости организма, это ведет к негативным последствиям, а устойчивость к множественным формам стресса уменьшается (Kanon, 1935). В биологии (физиологии) выделяют положительную реакцию, полезный стресс – «эустресс», который тонизирует работу организма и способствует мобилизации защитных сил. Факторы, способствующие переходу стресса в эустресс – это, прежде всего, наличие у организма достаточных ресурсов для преодоления стресса. При сильном стрессе, либо большой его продолжительности, превышающей адаптационные возможности организма и истощающей ресурсы, эустресс переходит в «дистресс», с которым организм уже не в силах справиться. По мнению Г. Селье (Selye, 1936, 1950), с точки зрения стрессовой реакции имеет значение лишь интенсивность потребности в перестройке или адаптации.

Реакция на любое раздражение определяется состоянием организма. Рост, как и развитие – прежде всего метаболитические процессы, интенсивность которых неодинакова у разных индивидуумов, что приводит к генотипическому и фенотипическому разнообразию. Е.Г. Минина и И.Н. Третьякова (1983, с. 72) проводя опыты по геоиндукции побегов установили, что внутреннее состояние организма оказывается решающим в «реакции его органов на геотропическое раздражение… возникает изменчивость растений и по уровню содержания фитогормонов. В том числе… агента, контролирующего геотропическую реакцию – ауксина… в результатах описанных опытов, показавших четкие признаки индивидуальной изменчивости хвойных по реакции на действие гравитационного фактора…». Очевидно, различная напряженность процессов обмена веществ определяет и неодинаковую «чувствительность» отдельных органов живого организма к воздействию различного рода стрессов. Гипотеза крахмала-

статолита, ответственного за формирование полярности, вызванное движением органелл получила молекулярную интерпретацию в современных исследованиях (Plant gravitational..., 1984, Chen et al., 2023).

Репродуктивные процессы растений оказались чрезвычайно уязвимы к действию различного рода неблагоприятных факторов среды. Температурные экстремумы, техногенное загрязнение вызывают снижение жизнеспособности пыльцы и семян различных видов (Шкарлет, 1974, Яковлев, 1978, Cox, 1983, 1984, 1987, Смит, 1985, Genetics effects., 1987, Ставрова, 1990, Feret, 1990, Smith, 1990, Барахтенова, Кузьмина, 1991, Барахтенова, 1992, Федорков, 1992, 1994, 1995, 1997, 1998, Лянгузова, Мазная, 1996, Лях, Сорока, 1996, Owens et. al., 2001, Махнева и др., 2003, Осколков, Воронин, 2004, Солнцева, Глазунова, 2010 и др.). Нарушения развития и снижение жизнеспособности органов половой репродукции у растений проявляются и у относительно устойчивых видов при гораздо меньшем уровне стрессора, чем нужно для повреждения спорофита, количество пыльцы может сокращаться на 20-40% (Луцкевич, 1973, Некрасова, 1976, Houston, Dochinger, 1977, Beda, 1982; Mejnartowlcs, 1983, Linskens et al., 1985, Ибрагимова, 2009, Солнцева, Глазунова, 2010). Особенно чувствительными оказываются мужские репродуктивные структуры (Негруцкая, 1983, Федорков, 1994, 1998, Валетова, 2009, Wolter, Martens, 1987, Bazhina, 2019 и др.). Снижение качества пыльцы приводит к формированию нежизнеспособных семян, что может уменьшить генетический полиморфизм популяций (Ziegenhagen et al., 1995).

Большее влияние на семеношение деревьев факторы и условия среды (особенно погодно-климатические и экологические), как правило, оказывают в период цветения и созревания семян. Исследования процессов семеношения хвойных в условиях загрязнения среды показали уменьшение количества семеносящих деревьев и сокращение числа шишек (Подзоров, 1965, Mrkava, 1969, Mamajev, Skarlet, 1972, Roques et al., 1980, Sidhu, 1983, Sidhu, Staniford, 1986, Stutz et al., 1987, Ставрова, 1990). Мегастробилы и семена накапливают значительно больше минеральных элементов (S, Fe, Mg), чем вегетативные органы (Дикман,

Козловский, 1973, Барахтенова и др., 1993). В зависимости от вида растений, состава и количества загрязнителей, климатических и лесорастительных условий количество шишек в древостоях, подверженных загрязнению, сокращается на 40-70% по сравнению с фоновыми, число семян на 20-70%, масса семян на 5-30% (Лесные экосистемы., 1990, Бабушкина, 1993, Аникеев и др., 2000). В отдельных случаях наблюдается полное отсутствие семян в шишке (Поповичев, 1980). При этом, снижение качества семян тесно коррелирует с влиянием загрязнителей на качество пыльцы. В тоже время, отмечается большая устойчивость генеративной сферы растений к действию тяжелых металлов вследствие ограничения «…поступления загрязнителей в репродуктивные органы, в частности, в семена…» (Эмбриология., 2000, с. 535).

Исследования репродуктивных процессов хвойных показали тесную значимую корреляцию между слабым прорастанием пыльцы *in vitro* после фумигации $S0_2$ и уменьшением размеров семян (DuBay, Murdy, 1983). В тоже время, в условиях загрязнения фтористыми соединениями установлено увеличение массы семян при значительном снижении семенной продуктивности (Аникеев и др., 2000). Исследования жизнеспособности генеративных органов в усыхающих вследствие влияния техногенного стресса пихтовых лесах Центральной Европы показали уменьшение количества шишек и семян, снижение качества пыльцы (Sulzback, 1971, Beda, 1982, Keller, Beda, 1984, Kormutak et al., 1994). На примере *Pinus sylvestris* показано, что развитие генеративных органов связано с деятельностью двухлетней хвои весной и в начале лета, поэтому дефолиация кроны в этот период приводит к снижению числа закладывающихся мужских почек, количества пыльцы, числа женских шишек, нарушениям развития семян (Ставрова, 1992, Осколков, Воронин, 2004).

Наиболее важным последствием снижения жизнеспособности и продуктивности органов половой репродукции в условиях загрязнения является нарушение процессов естественного возобновления лесообразующих видов. Экспериментальные исследования показали, что у хвойных видов увеличение кислотности субстрата приводит к снижению всхожести семян и увеличению

отпада всходов (Tischer et al., 1983, Ставрова и др., 1986, McDonald et al., 1986, Hecht-Buchholz et al., 1987). При этом происходит повреждение корневых систем сеянцев, подавляется активность микоризы, усиливается активность почвенных патогенов. Негативное воздействие загрязнение среды оказывает и на возобновление в природных условиях – ход лесовозобновительных процессов в ослабленных древостоях нарушается (Hutchinson, Whitby, 1977, Поповичев, 1980, Лесные экосистемы., 1990). Для пихты характерен двойной механизм возобновления: под пологом старых пихт и на месте распавшихся куртин под пологом осины (Махатков, 1998). В древостоях хр. Хамар-Дабан естественное возобновление в зависимости от состава основного яруса, полноты древостоя и высоты местности может составлять от 1 до 30-35 тыс. шт./га (Воронин, 1989). Автором показано, что в нижней части лесного пояса в пихтарниках крупнотравных и вейниковых с полнотой 0,5-0,7 подрост жизнеспособный и разновозрастный. В непосредственной близости от Байкальского ЦБК (долина р. Б. Осиновка) количество всходов и самосева снижается до 200-400 шт./га, подроста старших возрастов (20-30 лет) насчитывается 2-3 тыс. шт./га. В верхней части лесного пояса (1100-1200 м над ур. м.) в усыхающих низкополнотных насаждениях количество подроста также не превышает 2-3 тыс.шт./га, более 50% подроста и самосева относится к категории нежизнеспособных, что автор связывает с техногенным загрязнением атмосферы.

1.3. Репродуктивные особенности как основа выживания вида

Устойчивое существование и равновесие вида в условиях постоянно изменяющейся среды обеспечивает репродуктивная система, определяющая размножение растений различными способами. От эффективности ее функционирования зависят выживание, поддержание численности, сохранение и расширение ареала растительных видов (Harper, 1977). Изучение эмбриональных структур, установление критических периодов раннего онтогенеза, пластичности и толерантности систем репродукции с позиций выявления резервов и надежности биосистем – одно из важнейших направлений эмбриологии (экологическая эмбриология) и репродуктивной биологии (Терехин, 2000).

Типы, формы и способы размножения растений определяются их автотрофностью и неподвижным образом жизни (Одум, 1975). Поскольку хвойные (и голосеменные) виды эволюционно более древние по сравнению с покрытосеменными и практически лишены вегетативного размножения, их экологическую пластичность и конкурентоспособность в условиях конкретных биоценозов определяет семенное размножение (Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Урожай семян хвойных есть функция мужских и женских стробилов во взаимодействии с условиями среды – гравитационным, метеорологическими факторами, условиями питания (Правдин, Полозова, 1973, Минина, 1974). Закономерности развития и способность к размножению в экологически дифференцированных группах растений и таксонах в зависимости от условий среды изучает репродуктивная биология, включающая биологию и экологию размножения и возобновления популяций (Пономарев, Демьянова, 1980, Левина, 1981, Willson, 1983, Эмбриология цветковых., 1994, 2000, Терехин, 1996, Williams, 2009). Основу репродуктивной биологии хвойных видов составляют эмбриологические процессы.

Эффективность размножения обеспечивают наследственные морфофизиологические особенности организма, определяемые генетической программой и ее реализацией в конкретных условиях среды (Grant, 1977). Изучение разнообразия типов и адаптивных возможностей систем репродукции растений является одним из наиболее важных разделов ботанико-экологических исследований, поскольку для сохранения и воспроизводства различных видов необходимы знания полной картины органообразовательных процессов с момента зарождения организма до формирования семян и проростков (Батыгина, 1974, 1994, Поддубная-Арнольди, 1976).

Основные биологические функции семени состоят не только в возможности автономного существования на первых этапах развития спорофита после прорастания семени, что определяется значительными запасами питательных веществ в семени или зародыше, но и в переживании неблагоприятных периодов, избегании хищников и патогенов, расселении новых генотипов, освоении новых

ареалов и всевозможных обитаний внутри ареала (Терехин, 1996). Существенными эволюционными приобретениями семенных растений являются способность семяпочек улавливать пыльцу специальными приспособлениями (пыльцевыми камерами у голосеменных, рыльцем пестика у покрытосеменных) и использовать для расселения биотические факторы (различные виды животных). Тем не менее семенное размножение зависит от множества случайных факторов: метеорологических, эдафических, аллелопатических, паразитических, конкуренции.

Потенциальную возможность вариабельности на уровне геномов (базу для экологической адаптации), которая зависит от физиологических реакций вида на условия произрастания, создает генетическая система вида (Heslop-Harrison, 1959). В репродуктивном цикле (онтогенезе) растений через рекомбинационные системы регулируется характер и уровень генетической изменчивости (Jacobsen et al., 1992, Barret et al., 2008). Фенотип в настоящее время рассматривается как общий продукт сложной системы взаимодействий всего эпигенотипа (Waddington, 1957). Очевидно, выживание на уровне организма определяется не только генетической программой, но и экологическими связями и корреляциями в процессе размножения (Одум, 1975, Левина, 1981, Эмбриология цветковых., 2000). Исследования особенностей репродуктивных процессов в популяциях позволяют не только охарактеризовать биотический потенциал вида, но и оценить его реализацию, что определяет устойчивость вида в изменяющейся среде (Odum, 1983). Существование количественных отличий разных этапов онтогенеза (многовариантность индивидуального развития) растений является общей чертой, свойственной всем растительным организмам (Сабинин, 1963). Растения, как модульные организмы, в целом характеризуются низкой целостностью систем и детерминированностью развития, что делает их практически неуязвимыми при повреждениях любых частей и органов (Эзау, 1980, Антонова, Лагунова, 1999, Нотов, 2015).

Специализация отдельных элементов организма приводит к физиологической разнокачественности разных участков тела модульных объектов, в морфологии их отсутствуют жесткие генетические ограничения,

характерные для унитарных организмов, целостность обеспечивается подсистемами разного уровня, важнейшей из которых является геном (Шмальгаузен, 1968, Светлов 1978а, б). Как справедливо указывали М. Бигон с соавторами (1989), для того, чтобы познать онтогенез растения, необходимо знать развитие каждого его модуля от рождения до смерти. Развитие модульных объектов предполагает многократное использование морфогенетических программ в онтогенезе (Нотов, 2015). Выявление корреляций и их нарушений в процессе онтогенеза растений позволяет определить причины различных аномалий развития, которые, как правило, проявляются при отклонении условий среды от оптимальных и могут привести к нарушениям репродукции и появлению нежизнеспособных семян и проростков. Разнообразные типы многовариантности развития растений определяют именно внешние условия (Жукова, 1995, Поливариантность., 2006).

В основе большинства гипотез видообразования и эволюционных теорий лежат исследования генетических изменений, проявляющихся в фенотипе (Генетика, 2004). Наряду с системами генетической изменчивости филогенетическую адаптацию высших растений обеспечивают компоненты систем размножения, влияющие на образование потенциальной генетической изменчивости и переход ее в доступную для отбора форму через генетический контроль несовместимости и самонесовместимости, гаметогенеза, сингамии, эмбриогенеза и формирования семян (Эмбриология цветковых., 1997, 2000). Однако, особь – лишь временное хранилище небольшой части генофонда (Майр, 1974). Взаимодействие, испытание и новые комбинации генов возникают на уровне популяции, как основной единице эволюции, в связи с чем эволюцию иногда определяют как изменения генетического состава популяции (Добжанский, 2010). Поскольку фенотип представляет собой продукт взаимодействия генотипа (как результата рекомбинации генов, имеющихся в генофонде популяции) со средой, репродуктивные характеристики особей популяции, являющейся звеном в эволюционной цепи, чрезвычайно важны.

Благодаря естественному отбору каждая локальная популяция оптимально приспособлена к тем условиям среды, в которых она обитает. В то же время, в популяциях организмов, размножающихся половым путем, нет двух особей,

идентичных генетически (Смит, 1981). Универсальным способом обеспечения надежности систем на клеточном уровне является поливариантность матричных процессов (Инге-Вечтомов, 1989). Гетерогенность биологических структур проявляется на всех уровнях организации (компонентов клетки, зигот, семян, особи и т.д.), является обязательным условием существования вида и одним из основных факторов системы надежности, обеспечивающей его устойчивость. Это хорошо прослеживается и при анализе устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды (Odum, 1983). Спектр проявления функциональной многовариантности индивидуального развития растений изменяется в зависимости от степени воздействия экологических факторов, что обеспечивает разнообразие путей их онтогенеза (Сабинин, 1963). Природные популяции характеризуются очень большим, иногда трудно объяснимым запасом генетической изменчивости (Солбриг, Солбриг, 1982). Свойства отдельных генотипов растений и генетическое разнообразие популяций—определяют дифференциацию, репродуктивный потенциал вида, микроэволюционные процессы (Батыгин, 1986). Так, например, показано, что если ошибки на уровне генетического кода доводятся ферментами до формирования аберрантных клеток и число их становится критическим, выключается вся меристема апекса, побег (или растение) погибает, но такой отказ способствует поддержанию нормы на уровне популяции (Батыгин, Питиримова, 1980).

1.4. Особенности половой репродукции пихты сибирской

В процессе эволюции, вследствие разделения двух важнейших функций – расселения, обеспечивающегося спорами, и половой (обмен наследственным материалом, заключенным в хромосомы спор), у растений сформировался жизненный цикл, включающий спорофит (диплоидное поколение, 2n) и гаметофит (гаплоидное поколение, 1n) (Hofmeister, 1851). Осуществление этих функций сопровождается регуляцией генетического материала, содержащегося в половых клетках – гаметах. Вследствие прикрепленного образа жизни и автотрофности высокая степень тотипотентности клеток и наличие постоянно функционирующих меристем обеспечивают многообразие типов, способов и

форм размножения растений (Батыгина, Виноградова, 2007). Общей особенностью репродуктивной деятельности хвойных является раздельнополовость и, у некоторых видов, двудомность (представители семейств *Taxaceae*, *Juníperus*, *Araucariaceae*, *Podocarpaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Cupressaceae*). Предполагается, что половая дифференциация у большинства голосеменных проходит на начальных стадиях развития под эпигенетическим контролем, один из ее механизмов – различия метилирования цитозина у разных полов (Gorelick, 2003, Ohri, Rastogi, 2020).

Переход от вегетативного роста к генеративному наступает на определенной стадии онтогенеза. Начало репродукции, с точки зрения распределения ресурсов – важный этап в жизненном цикле растений, поскольку вещества, которые до этого использовались исключительно на вегетативный рост, перераспределяются и на процессы репродукции, хотя на неё тратится довольно мало, всего до 20% ассимилянтов (Wareing, 1958, Moorby, Wareing, 1963, Powell, 1977, Scagel et al., 1985, Seifert, Muler-Starck, 2009). Показано, что вступление в репродуктивную фазу у видов р. *Abies* может наступить в 20-25 лет, в высокогорных условиях – в 40–50 лет (Гуман, 1917, Burshel, 1987). Как и у других хвойных, у пихты выделяют побеги, на которых развиваются мегастробилы – женские шишки (так называемые, женской «сексуализации»), микростробилы (т. н. мужской «сексуализации»), одновременно мега- и микростробилы («смешанные») и вегетативные (ростовые) (Джапаридзе, 1965, Некрасова, 1970, Козубов, 1974, Минина, Ларионова, 1979, Минина, Третьякова, 1983).

Процессы развития репродуктивных органов (иногда называют «сексуализация») видоспецифичны, их связывают со «старением» верхушечной меристемы (Сабинин, 1963). Однако феномен образования репродуктивных органов в ювенильном возрасте как в естественных условиях, так и в экспериментах показывает, что развитие их у многих видов не связано генетически с процессами старения организма (Longman, Wareing, 1959, Robinson, 1962). У некоторых хвойных (из родов *Pinus* и *Picea*) расположение генеративных ярусов в кроне изменяется также в зависимости от погодных

условий, т. е. возможна реверсия половых и бесполых побегов (Козубов, 1974). Так, например, в неблагоприятные годы у сосны чаще преобладает мужское цветение (Renvall, 1912), на основании чего Г.М. Козубов (1974) заключил, что «возрастные стадии и цитогенетические особенности хвойных не являются доминирующими в процессах «сексуализации» и ее направленности, значительное влияние оказывают условия произрастания (освещенность, температура воздуха и почвы, особенности минерального питания, водный режим, погодные условия)». У подавляющего большинства многолетних растений развитие на побегах репродуктивных органов определенного пола сохраняется в течение длительного времени (Тахтаджян, 1966, Пономарев, Демьянова, 1980). Отдельные особи (деревья) имеют генетически закрепленную тенденцию к постоянному преобладанию мужского или женского цветения (Goddard, 1964, Lester, 1964, Минина, Третьякова, 1983).

Пихта сибирская, как типичный представитель хвойных, является раздельнополым, однодомным видом. Первое описание представителей рода и указания на хозяйственное использование приведены в трудах Теофраста в I в. до н. э. (Феофраст, 1951). Название «*Abies*» как родовое название пихт впервые встречается у римлян (Плиний и др.), первое подробное описание рода приведено в трудах французского ботаника J. Турнефора (Tournefort, 1700). Ботанико-экологические особенности различных видов р. *Abies* описаны в трудах К. Линнея, Дж. Лоудона, С. Ледебура, Дж. Форбса и др. (Linnaeus, 1744, Loudon, 1838, Ledebour, 1833, Forbes, 1839, MacNab, 1875–1877, Mattfeld, 1926, Farjon, Rushforth, 1989, Farjon, 1998).

Особенности перехода к репродуктивной фазе, изменчивость семеношения и вопросы организации семеноводства у пихты сибирской исследованы ранее А.Н. Даниловым (1951), Б.П. Мищенко (1966), Т.П. Некрасовой (1970, 1974, 1977). Строение кроны, процессы и отдельные стадии репродуктивного развития освещены в работах Т.П. Некрасовой с соавторами (Некрасова, Сакович, 1959, Некрасова, 1970, Некрасова, Рябинков, 1978), в монографиях Е.Г. Мининой и И.Н.Третьяковой (1983), И.Н.Третьяковой (1990).

Особенности локализации побегов в кроне пихты сибирской позволяют разделить ее на четыре яруса: женский, смешанный, мужской и ростовой (Некрасова, 1970). По мере старения и роста дерева происходит изменение «сексуализации» от чисто женской к мужской. Показано, что у пихты сибирской, как и у некоторых видов хвойных отмечается приуроченность побегов разного пола к определенным частям кроны и побега, женские шишки формируются на дорсальной (верхней) стороне, микростробилы – на вентральной (нижней), описаны морфологические показатели побегов разной «сексуализации» (охвоенность и длина), колебания их в разные годы в зависимости от условий произрастания (высота над уровнем моря, различные типы леса) (Некрасова, Рябинков, 1983). Дорсовентральность проявляется и в строении хвои (расположение устьиц, мезофилла и роста хвои), содержанию в тканях побега фитогормонов (Минина, Третьякова, 1983). У некоторых видов рода (*A. balsamea* и *A. grandis*) отмечены случаи реверсии пола, когда на верхней стороне побега формируются мужские, или обоеполые стробилы (Bode, 1959).

Определяющее влияние на такие функции деревьев, как половая репродукция, фотосинтез, дыхание, энергетический баланс, может оказывать архитектура крон (Iida et al. 2011, Sarlikioti et al. 2011). Пихта сибирская характеризуется узкопирамидальной формой кроны, мутовчатым ветвлением (Нухимовская, 1971). Крона любого древесного растения характеризуется ярко выраженной модульностью: побег, мелкая ветвь, ветвь от ствола (т.н. «скелетная») (Антонова, Лагунова, 1999, Антонова, Фатьянова, 2014). Считается, что в силу своей организации модульные организмы практически неуязвимы (Марфенин, 1999). Основным условием и способом нормального функционирования деревьев является циклический морфогенез – морфогенетические процессы основаны на многократном использовании геномом в онтогенезе определенных генетических программ (Нотов, 2015). При этом, в результате органогенеза структур, определяемого генетикой, состоянием особи, и морфогенеза, на который определяющее влияние оказывают внешние

условия и питательный статус, формируется габитус растений (Серебряков, 1962, Кефели, 1994).

Габитус древесных растений формируется происхождением ветвей, их числом, продолжительностью жизни, формой всей системы ветвей (побегов). Морфоструктура (архитектура) растений генетически детерминирована и регулируется комплексом внутренних особенностей, фитогормонами и другими сигнальными молекулами, например, микроРНК. Показано (на примере р. *Malus*, Mill.), что основа для колумнарного роста – доминантный аллель гена Columnar (Petersen, Krost, 2013). При этом как у всех модульных объектов, специализация элементов строения приводит к физиологической разнокачественности частей растения: также, как и особи в популяциях, они конкурируют за ресурсы; генеративные органы, как правило, получают преимущество в конкуренции, что показывают эмбриологические исследования (Powell, 1977, Белоусов, 1987).

Эмбриологический этап развития включает формирование мужских и женских стробилов, микро- и мегаспорогенез, формирование гаметофитов, гаметогенез, оплодотворение и эмбриогенез. К настоящему времени эмбриологические исследования проведены по всем основным аспектам и охватывают практически все семейства голосеменных, в т. ч. и представителей р. *Abies*. Данные периодически обобщались в крупных сводках (Coulter, Chamberlain, 1907, Chamberlain, 1935, Singh, 1978), обзорах (Konar, Oberoi, 1969) и монографиях (Козубов, 1974, Атлас., 1980, Третьякова, 1990а, Мошкович, 1992, Maheshwari, Konar, 1971), *Larix* (Schopf, 1943, Тренин, 1986), *Pseudotsuga* (Allen, Owens, 1972). Детально исследованы и отдельные аспекты: мужской гаметофит (Sterling, 1963, Inoltra, Ehatnagar, 1982), опыление (Doyle, Kane, 1943), женский гаметофит и архегонии (Maheshwari, Singh, 1967, Nepi et al., 2000), проэмбрио- и эмбриогенез (Ермаков и др., 1982, Sugihara, 1947, Johansen, 1950, Doyle, I963, Dogra, 1966), полиэмбриония (Doyle, Brennan, 1971), в том числе и в условиях культуры *in vitro* (Noretoß, 1982, von Arnold et al., 2002, 2018, Третьякова и др., 2017). У некоторых видов изучена ультраструктурная организация

репродуктивных структур (Camefort 1969, Chesnoy, 1969а, б, 1971а, б, Тренин, 1988, 2010, 2019).

Развитие репродуктивных структур представителей р. *Abies* продолжается в течение 14 месяцев, у пихты сибирской – с июля по сентябрь следующего года. Мужские генеративные органы, как и у других представителей сем. *Pinaceae*, собраны в стробилы: микроспорангии в микроспорофиллах собраны в микростробилы (мужские шишки), мегаспорангии – в собрание мегастробилов (женские шишки) (Singh, 1978, Некрасова, Рябинков, 1978, Owens, Molder, 1980, 1985). Локализация и сроки заложения примордиев мегастробилов в пределах семейства различается (Козубов, 1974). Морфология микростробилов у хвойных довольно однообразна: как правило, яйцевидные или почти сфероидальные, состоят из оси и расположенных на ней по спирали бифациалъных микроспорофиллов с двумя микроспорангиями на абаксиалъной стороне каждого (Singh, 1978, Козубов, 1974). Различия у представителей разных родов заключаются, в основном, в размерах (максимальные – у р. *Cedrus*, наименьшие – у р. *Larix* и *Tsuga*) и окраске. Микростробилы *A. sibirica*, как и у большинства представителей *Pinaceae* (за исключением *Pinus*), развиваются из одной почки, имеют яйцевидную или почти сфероидальную форму, состоят из оси и расположенных на ней микроспорофиллов с двумя микроспорангиями на абаксиальной стороне (Некрасова, 1970).

Ключевыми процессами в генеративном цикле растений являются споро- и гаметогенез. Особенности спорогенеза и формирования мужского и женского гаметофитов изучены у многих растительных таксонов (Sterling, 1963, Maheshwari, Singh, 1967, Konar, Inoltra, 1980), выделены две модели развития и дифференциации микроспорангия (Fagerland, 1961, 1971):

1. У большинства видов – из меристемы, которая дифференцируется на эпидермис и гиподермальный слой (археспорий), включающий один слой клеток (первичный париетальный слой), или даже одну клетку, как у *Zamia floridana* (Schnarf, 1933), которые в результате периклинальных делений формируют

многослойную микроспорангиальную стенку, внутренняя часть которой функционирует как тапетум, и спорогенные клетки, которые проходят мейоз, приводящий к тетрадам микроспор.

2. У видов р. *Cedrus, Larix, Picea, Pinus* и *Pseudotsuga* - с обособлением инициальных клеток в меристеме, которые делятся периклинально и продуцируют субэпидермальный первичный париетальный слой, который формирует слои стенки и наружный эпидермис, а также внутренний археспорий, дающий начало спорогенным клеткам, которые впоследствии дифференцируются в материнские клетки микроспор (МКП) (Singh, 1978). Внешний слой (эпидермис) у всех голосеменных делится только антиклинально, за исключением р. *Pseudotsuga*, у которого в период дифференциации эпидермиса отмечается несколько поверхностных периклинальных делений. Инициали рр. *Cedrus, Larix, Picea* и *Pinus* лежат на поверхности формирующей спорангий меристемы, у *Pseudotsuga* - глубоко в тканях (Fagerland, 1961, Allen, Owens, 1972). Некоторые голосеменные (*Cedrus, Pinus*) имеют пластинку гиподермального археспория в молодых микроспорангиях (Johri, 1936, Konar, I960). Стенка микроспорангия обычно содержит эпидермис, несколько (1-5) средних слоев и внутренний тапетум. Инициация микроспорангия описана лишь у некоторых североамериканских видов р. *Abies* (Owens, Molder, 1985).

Высказано мнение (Батыгина, 1987) об универсальности структуры инициальных клеток растений, независимо от системы размножения. Инициальные клетки микроспорангиев хвойных имеют определенные меристематические признаки: крупное ядро, округлое или слаболопастное расположено в центре клетки; диаметр ядрышка может составлять половину или более диаметра ядра; обильны свободные рибосомы; слабо развит эндоплазматический ретикулум (ЭР); многочисленные диктиосомы имеют специфическое строение (слабо выраженная поляризация, тонкие контуры ограничивающих цистерны мембран, наличие длинных трубчатых продолжений цистерн, однообразие и небольшие размеры везикулярных элементов),

митохондрии у них - со слабо развитой системой крист и наличием обширных зон, не занятых кристами (Атлас., 1980).

Передачу наследственной информации и их комбинативную изменчивость - появление новых сочетаний обеспечивает мейоз. Поскольку мейотическая рекомбинация и система ее ограничений являются механизмами реализации баланса между численностью гамет (воспроизводительная функция мейоза) и долей среди них генотипов с новыми сочетаниями хромосом и генов (преобразующая функция) изучение его у разных видов и в различных условиях остается ключевой задачей биологии (Жученко, 1988). Поведение хромосом в мейозе при микроспорогенезе и микрогаметогенез изучены у различных видов р. *Abies*: *A. sachalinensis* Fr. Schmidt, *A. homolepis* Siebold et Zucc., *A. nobilis* Lindl., *A. x boresii-regis* Mast., *A. alba* Mill., *A. nordmanniana* Spach, *A. pinsapo* Boiss., *A. concolor* Hoopes, *A. cephalonica* Loud., и *A. koreana* Wils. (Sax, Sax, 1933; Mergen, Lester, 1961; Kantor, Chira, 1965, Krugman et al., 1974; Owens, Molder, 1985). По классификации Ericsson (1968) виды р. *Abies* относятся к группе видов хвойных, у которых мейоз при микроспорогенезе начинается и заканчивается весной. Так, у *A. sachalinensis* археспориальные клетки наблюдались до 25 января, у *A. nobilis* glauca - до 25 марта (Mergen, Lester, 1961), у *A. grandis* рост микростробилов возобновляется в середине февраля, у *A. lasiocarpa* и *A. amabilis* - в конце апреля (Owens, Molder, 1985). В пихтачах Салаирского кряжа у *A. sibirica* весеннее развитие микростробилов начинается в третьей декаде апреля, когда температура достигает довольно высоких дневных максимумов (Некрасова, Рябинков, 1978). Установлено (*A. cephalonica* и *A. nordmanniana*), что частота хиазм составляет в среднем 2,4 на бивалент, практически у всех видов описана неравномерная представленность стадий в разных мейоцитах, что объясняется асинхронностью прохождения мейоза в разных стробилах и у разных деревьев. Описаны различные типы нарушений развития, вызванные, как воздействием неблагоприятных климатических факторов, так и генетическими причинами: мутациями, поскольку весь процесс мейоза находится под генетическим контролем, или гибридизацией

(Голубовская, 1985, Калашник, Ясовиева, 2008), отмечено, элиминация большей части аномалий в процессе микроспорогенеза.

Развитие микроспор у представителей р. *Abies*, как и у представителей сем. *Pinaceae* начинается еще внутри микроспорангия – микроспора делится несколько раз, образуя крупную клетку, почти равную по объему исходной, и линзообразные маленькие, проталлиальные (заростковые) вегетативные клетки, которые вскоре отмирают и становятся плоскими, остатки их долго заметны близ оболочки пыльцевого зерна (Hutchinson, 1914, Singh, Owens 1981, Rowley et al., 2000). У большинства видов хвойных (за исключением *Taxodiaceae*, *Taxaceae*, *Cupressaceae* и некоторых *Pinacea*e), наружная оболочка микроспор, расслаивается по сторонам продолговатого тела споры и формирует два воздушных мешка. Пыльца у различных видов освобождается в 2-5 клеточном состоянии, по морфологии пыльцевые зерна распадаются на три группы, пыльца видов р. *Abies* относится к подгруппе *Diploxylon* - воздушные мешки, прикрепленны к телу суженным основанием (Zhang, 1989).

В развитии микроспор важную роль играют клетки тапетума, который может быть секреторным, как у большинства голосеменных или периплазмодиальным, как у *Larix* (в отличие от секреторного типа, богат сферосомами и вакуолями). Тапетальные клетки прекрасно развиты в течение мейоза МКП и обычно дегенерируют после освобождения спор из тетрад. Тапетум обеспечивает питание спорогенных клеток молодых микроспор при формировании в них экзины. В его клетках происходят неупорядоченные митотические деления и слияния ядер, осуществляется синтез РНК и белков, а также экспрессия специфичных генов, необходимых для развития микроспор, цитоплазма их богата рибосомами и другими органеллами, ферментами и гормонами, используемыми при микроспорогенезе (Maheshwari, 1950, Singh, 1978, Williams, Heslop-Harrison, 1979, Zheng et al., 2003). Тапетум голосеменных содержит один-два слоя больших многоядерных клеток, окружающих спорогенную ткань. Дифференциация клеток и специфические биосинтезы в них связаны с морфологическими особенностями клеток (полиплоидность и

ультраструктурные особенности ядер), которые обусловливают высокую скорость метаболизма и активность в течение всего микроспорогенеза (Turala, 1964, Рождественский, 1974, Резникова, 1984, Büyükkartal et al., 2005, Тренин, 2010). Показано (Dickinson, Bell, 1976), что клетки тапетума связаны между собой широкими цитоплазматическими каналами, через которые могут проходить цитоплазматические органеллы (например, митохондрии). Ультраструктурные исследования выявили корреляции между стадиями развития микроспороцитов и структурой тапетальной цитоплазмы (Camefort, 1969, Chesnoy, 1969, Willemse, 1971, Dickinson, Bell, 1976):

1. Премейотический период. Первоначально мембраны, покрытые пластидами в тапетальных клетках, становятся трудно различимы, но скоро оболочки пластид снова возникают, число диктиосом и везикулов увеличивается, большинство зерен крахмала освобождается из пластид. Везикулы могут быть окружены массой фиброгранулярного электрон-непрозрачного материала. Протоплазма тапетальных клеток становится съеженной и между протопластом и клеточной стенкой откладывается часть фиброзного становятся различимы, видны эндоплазматический ретикулюм (ЭР) и другие включения, митохондрии увеличиваются, увеличивается число рибосом. Незадолго до профазы мейоза МКП неровный ЭР становится хорошо заметен на периферии цитоплазмы.
2. В период мейоза (лептотена-зиготена – ранние тетрады) в цитоплазме тапетума в течение зиготены в ней идентифицируется много органелл (пузырьков Гольджи), которые в пахитене-диакенезе начинают продуцировать маленькие везикулы. В зиготене у *Pinus* идентифицируется множество ЭР мембран с электрон-прозрачным содержимым, окруженным цитоплазмой, насыщенной везикулами. Затем митохондрии увеличиваются и наблюдается очень много рибосом. Стенки тапетальных клеток становятся желатинподобными с электронно-плотным глобулярным материалом, в средних ламеллах виден липидный слой мембраны, который может содержать спорополленин и/или каратиноиды, отличный от такового в окружающих орбикулах или перипетальной мембране.

3. При развитии от ранних тетрад до дегенерации тапетальных клеток электронная плотность цитоплазмы уменьшается, когда начинается формирование клеточных стенок тапетальные клетки вновь становятся активными, около 60% протопластов каждой клетки содержат везикулы, или выпуклые полости, чаще вокруг периферии протопластов. В финальной стадии микроспорогенеза спорополенин формирует массу орбикул, тапетальные протопласты фрагментируются и часть продвигается в полости, после разрушения каллозных стенок вокруг тетрад тапетальные клетки быстро дегенерируют, но накопление спорополленина продолжается, клеточные органеллы набухают и становятся электронно-прозрачными. После стадии молодых микроспор тапетальные клетки разрушаются и орбикулы прилипают к перипетальной мембране. Поздние функции тапетума детально показаны только у *Pinus* (Dickinson, 1970, Dickinson, Bell, 1970c, 1976, Willemse, 1971), *Podocarpus* (Vasil, Aldrich, 1970) и *Larix* (Mikulska et al. 1969).

Ключевым элементом репродуктивной системы растений является женский гаметофит (ЖГ) или зародышевый мешок, особенности формирования и функционирования которого, определяют передачу наследственной информации и генетический статус потомства. По сравнению с примитивными таксонами гаметофит у хвойных, как и в целом, у голосеменных достаточно защищен: мегаспора формируется в мегаспорангии (таким образом, не соприкасается с внешней средой) и сохраняет постоянную связь со спорофитом. Мегаспорангии с заключенными в них зародышами представляют собой семена, часто содержащие питательную ткань – эндосперм и окруженные покровом – семенной кожурой. Развитие и строение мегаспорангия у голосеменных говорят о том, что семязачаток есть, в сущности, видоизмененный, специализированный мегасинангий, в котором произошло разделение функций между центральным фертильным мегаспорангием и окружающим его кольцом мегаспорангиев, которые затем стерилизовались и превратились в защитный покров (Farjonn, 1908). Однако, он подвергся радикальным структурным и функциональным изменениям, и его появление рассматривается как очень

крупное эволюционное новообразование (Жизнь растений., 1974, Шамров, 2008). Независимость от участия воды в оплодотворении, преимущества зародыша семенных растений в обеспечении питательными веществами и защите определили колонизацию суши (Steeves, 1983).

Для пихты сибирской описаны лишь отдельные стадии развития шишек (Некрасова, 1970, Некрасова, Рябинков, 1978, Третьякова, 1990). Как и у видов сем. *Pinaceae*, в год заложения женских почек в результате дифференциации меристематического бугорка на флангах апекса отчленяются зачатки кроющих чешуй – брактей, формируется стержень почки, у видов с однолетним циклом развития – зачатки семенных чешуй, на которых весной образуются семяпочки (Круклис, 1974, Singh, 1978, Третьякова, 1990). Меристематический бугорок, состоит из мелких паренхимных клеток на адаксиальной поверхности семенной чешуи, который обрастает интегументом, появляющимся в его основании в виде кольцевого валика. Образование семяпочки у хвойных начинается с обособления археспория среди клеток нуцеллуса на семенной чешуе. Весной в субэпидермальном слое семяпочки, клетки археспория дифференцируются в гиподермальный слой нуцеллуса, время инициации интегумента соотносится со стадией развития спорогенной ткани, пространственное место на примордии различается у разных родов и видов (Kemp, 1959, Allen, 1963, Owens, Molder, 1974; Stanlike, Owens, 1974). Молодой нуцеллус с одной или несколькими гиподермальными археспориальными клетками делится периклинально, формируя внешний первичный париетальный слой, внутрь – первичные спорогенные клетки, или, возможно – одну, которые в дальнейшем функционируют как материнская клетка мегаспоры (Singh, 1978).

Материнская клетка мегаспоры (МКМГ) хвойных претерпевает мейоз, в результате которого в каждом мегаспорангии образуется четыре (три) мегаспоры, из которых одна делится митотически многократно и образует свободноядерный ЖГ, остальные, как правило, погибают (Lawson, 1910). ЖГ выполняет функцию связующего звена между двумя поколениями, непрерывность передачи

наследственной информации. В нем происходит оплодотворение и развитие зародыша, поэтому от особенностей его формирования и функционирования зависит не только передача генома, но и генетическая конституция потомства (Терехин, 1996). Как показывают цитофотометрические измерения (Avanzi, Cionini, 1971), хотя ЖГ развивается из гаплоидной мегаспоры, он может иметь различную плоидность – от 1С до 8С ДНК. Автоматизм и слаженность симультатных делений ядер мегагаметофита свидетельствуют в пользу того, что деления проходят без синтеза ДНК, с простым распределением копий молекул по дочерним ядрам (Ferguson, 1904, Schnarf, 1933, Singh, 1978, Хромова, 1986, Тренин, 1988, Романовский, 2014).

МКМГ окружена крупными клетками тапетума, который подвергается деструкции к началу оплодотворения. Предполагается, что клетки тапетума – функционально материнские, но неразвившиеся (Lawson, 1909). В период опыления семяпочки голосеменных могут находиться на различных стадиях развития - от спорогенной ткани/МКМГ (у *Cycads*, *Cephalotaxus,* некоторых *Pinaceae*), до свободноядерного гаметофита, как у *Gnetum*, *Cupressaceae*, *Taxodiaceae* and *Trigonocarpales*, *Cardiocarpales, Pinaceae* (Singh, 1978). Строение интегумента, нуцеллуса и ЖГ в семяпочках голосеменных, в том числе и видов сем. *Pinaceae* описаны достаточно подробно (Цингер, Размологов, 1972, Козубов, 1974, Singh, 1978, Третьякова, 1990, Мошкович, 1992). Форма зрелого нуцеллуса варьирует от куполовидной (*Pinaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Taxaceae*, *Cupressaceae*) до клювовидной (*Podocarpus*, *Cycads*, *Ginkgo*, *Araucariaceae*). Количество свободных ядер значительно различается у разных таксонов, даже в пределах семейства (*P. sylvestris* L. – 32, *P. sibirica* Du Tour – 80-100, в двухлетнем гаметофите *Pinus strobus* L. – 2000, у *Dioon edule*, *Zamiaceae* – до тысячи); отмечается, что у семейств и видов с комплексами архегониев ценоцитные мегагаметофиты имеют меньшее число свободных ядер (Ferguson, 1904, Тренин, 1986, 1988, Хромова, 1986). Для *A. sibirica* описания не приведены.

В ЖГ *Pinaceae* на свободноядерной стадии наблюдаются всплески митотической активности, он окружен тонкой мембраной, внутри которой

имеется большая полость, заполненная жидкой плазмой, ядра располагаются в пристенном слое (Козубов, 1974). Затем между ядрами образуются клеточные стенки и начинается клеточная (целлюлярная) стадия гаметофита, оформируются архегонии (у некоторых таксонов - архегониальные комплексы), каждый из которых развивается из одной инициальной клетки. Количество архегониев у голосеменных варьирует от 2-5 (некоторые *Pinaceae, Cycads*, *Ginkgo, Sciadopitys, Podocarpaceae*, *Taxales*, *Cephalotaxus, Araucariaceae*) до сотен (*Cupressaceae*, *Taxodiaceae*, *Ephedra, Podocarpus gracilior*, *Microcachrys*) (Maheshwari, Sanwal, 1963, Maheshwari, Singh, 1967, Konar, Oberoi, 1969). Остальные свободные ядра мегагаметофита делятся, формируя эндосперм (1526-1920 ядер).

Центральная клетка архегония отделяет первичную шейковую клетку, которая, в свою очередь, делится на клетки однослойной шейки архегония, впоследствии у многих видов хвойных дифференцируется несколько ярусов шейковых клеток (Третьякова, 1990, Тренин, 1991). Далее центральная клетка делится на брюшную канальцевую клетку и яйцеклетку (ЯК), редуцируя набор ядерной ДНК до 32t (Романовский, 2014). Гаплоидный геном ядер ЯК, начинающих созревание и находящихся у микропилярного полюса, представлен 32-х копийным набором ДНК (Nagl, 1965, Ермаков и др., 1980, Баранцева, 1992). В процессе созревания ядро перемещается к центру ЯК, погружаясь в «пенистую» вакуолизированную цитоплазму и увеличиваясь в объеме (Козубов, 1974). Сначала оно Фёльген - отрицательное, но по мере увеличения и «созревания», начинает окрашиваться реактивом Шиффа, что по мнению М.Г. Романовского (2014) связано с деспирализацией (деконденсацией) молекул ДНК. В процессе деспирализации ДНК объем ядра ЯК возрастает в 1100 раз (Ермаков и др., 1981, Третьякова, 1990).

Перед опылением семяпочка характеризуется широко открытым микропиле, формированием опылительной камеры – у некоторых видов, интенсивными делениями клеток. Она содержит «нуцеллус» - центральное тело, окруженный 1-3 слоями интегумента разной степени структурированности

(Fagerland, 1971, Singh, 1978). У *Pinaceae* интегумент позже дифференцируется и формирует семенную чешую с крылышком. Во время опыления в семяпочке *Pinaceae* заканчивается формирование клеточного гаметофита, микропилярный конец которого становится местом формирования ЯК, халазальный – приобретает функции питания.

Нуцеллус семяпочки у *Pinaceae* во время опыления многоклеточный, с эпидермисом и большим количеством паренхимы. Интегумент зрелой семяпочки обычно дифференцируется на три слоя и формирует семенные покровы (Козубов, 1974). Наибольшего развития достигает интегумент у семяпочек, слабо защищенных спорофиллами и чешуей шишки (например, *Ginkgo*). По степени срастания нуцеллуса с интегументом определяют степень продвинутости таксонов: наиболее примитивным считается свободный нуцеллус (*Araucariaceae*, *Torreya*). У *Pinaceae* интегумент и нуцеллус остаются раздельными у апекса, семяпочки хвойных, развивающиеся на мегаспорофиллах собраны в компактные стробилы (шишки). По морфологии шишек и чешуй р. *Abies* принадлежит к группе, у которой семенные чешуи имеют узкое тонкое основание с крылышками на абаксиальной стороне (Frankis, 1988).

В зависимости от расположения микропиле семяпочки голосеменных разделяют прямые (*Ginkgo*, *Taxodiaceae*, *Taxaceae*, *Cupressaceae*) и обращенные, когда микропиле направлен к основанию семенной чешуи (*Araucariaceae*, *Pinaceae*). У таксонов, образующих сперматозоиды, в результате лизиса клеток в апикальной части нуцеллуса, образуется пыльцевая камера, размер которой различается в зависимости от уровня развития семяпочки. Ко времени опыления у некоторых видов (в т.ч. некоторых представителей сем. *Pinaceae*) она, как правило, заполняется сахаристой жидкостью (Singh, 1978).

Пути развития семязачатка, микроспор и семян освещены лишь у некоторых представителей р. *Abies*. Различные аспекты жизненного цикла описаны у *A. amabilis, A. balsamea, A. grandis, A. lasiocarpa* и *A. pinsapo* (Powell 1970, Owens and Molder 1977a, б, Singh and Owens 1981, 1982, Arista, Talavera

1994), особенности механизма опыления – у *A. nordmanianna*, *A. homolepis*, *A. koreyana*, *A. webbiana* (Wall.) Lindle (Doyle, Kane, 1943), *A. balsamea* (Powell, 1970, Singh, 1978). Все виды завершают репродуктивный цикл за 1,5-2 года (Liu 1971, Singh and Owens 1981, Arista, Talavera 1994, Messaoud et al., 2007).

Некоторые стадии оплодотворения и развития зародыша у *A. balsamea* описаны в работах K. Miyake (1903), A. Hutchinson (1914, 1915, 1924), дано достаточно подробное описание эмбриогенеза этого вида, отмечена встречаемость кливажной полиэмбрионии – формирования полимерных зародышей – как результат модификации структур веретен, описаны особенности структуры и развития проэмбрио и зародыша, отмечено, что он характеризуется многими продвинутыми и производными характеристиками. Хотя многозародышевость у голосеменных - явление довольно регулярное (Durzan, 2008), кливажная полиэмбриония отмечена лишь в 10-20% семяпочек видов р. *Abies*, показано, что для *A. firma* Sieb. et Zucc., *A. pindrow*, *A. pinsaro* Boiss. характерна простая полиэмбриония (Buchholz, 1942, Mehra, Dogra, 1977, Owens, Molder, 1977б, Konar, Nagmani, 1980).

Зародыш, формирующийся из зиготы в процессе эмбриогенеза обладает всеми морфогенетическими потенциями взрослого растения (Поддубная-Арнольди, 1976, Терёхин, 1996, Эмбриология цветковых., 1997, 2000, Harada et al., 2010). Ход развития зародыша пихты сибирской, отдельные этапы развития ЖГ, некоторые аномалии развития мегастробилов и их семенная продуктивность описаны при изучении особенностей семеношения (Некрасова, 1970, Некрасова, Рябинков, 1978, Третьякова, 1990). Отмечено, что характерной особенностью репродуктивного цикла, как и некоторых других видов р. *Abies*, является абортивность генеративных почек в виде раннего прекращения развития, когда почка покрывается непроницаемым толстостенным чехлом из смолистых веществ (Некрасова, Рябинков, 1978, Owens, Molder, 1985), либо гибель семяпочек вследствие отсутствия опыления (Киргизов, Эдомский, 1973, Некрасова, Рябинков, 1978, Крылов и др., 1986).

Растения в онтогенезе вынуждены распределять ресурсы на вегетативный рост, репродукцию, выживание и поскольку, эти процессы зависят от лимитирующих факторов, а ресурсы ограничены, вырабатывать различные стратегии (Сабинин, 1940). Особенно уязвимы к внешним воздействиям организмы становятся в критические периоды развития: от начала мега- и микроспорогенеза до момента оплодотворения, роста, развития и прорастания семени (Броунов, 1897, цит. по. Эмбриология цветковых., 1994). Поскольку чередование полового и бесполого поколений растений, репродукция, семенное размножение и возобновление протекают сопряженно, корреляции между ними позволяют сохранять гомеостаз вида (популяции). Изучение сопряженности развития структур семязачатка и семени в динамике выявляет морфогенетические корреляции, обусловливающие специфический характер формирования и способствующие выживанию вида (Эмбриология..., 2000).

Центральным метаболитическим процессом при развитии семян является аккумуляция питательных веществ, которые обеспечивают зародыш и прорастание семян на ранних стадиях (Шамров, 1994, 2020). В зрелых семенах *Abies* 16% веществ (в основном крахмала и жиров) содержится в мегагаметофите и 11% - в зародыше (Owens et al., 1993, Poulis et al., 2005). Запасные вещества накапливаются центропетально – начиная с центра гаметофита, который дегенерирует и формирует коррозионную полость. В процессе ее формирования аккумуляция веществ наблюдается в соседних тканях гаметофита.

Конечным показателем интенсивности размножения служит урожай и качество семян (полнозернистость, всхожесть, энергия прорастания), в значительной степени определяющие успех возобновления (Батыгина и др., 2010). Понятие урожая занимает центральное место при анализе половой репродукции. В соответствии с этапами репродукционного цикла Ю.А. Злобин (1968) выделяет три категории урожаев: потенциальный урожай - количество семязачатков на материнских растениях на единицу площади; фактический урожай - количество созревших и вступающих в процесс диссеминации семян

на единицу площади; грунтовый урожай - количество жизнеспособных семян на единицу площади к началу их прорастания.

Урожайность пихтачей оценивается от 1220-24600 шишек/га, в чистых насаждениях – до 70 кг/га (Данилов, 1951, Некрасова, Рябинков, 1978). Формирование и потери потенциальных урожаев у пихты сибирской на разных этапах в оптимальных условиях произрастания в пихтовых лесах Салаира (Томская, Новосибирская и Кемеровская области) исследовались Т.П. Некрасовой и А.П. Рябинковым (1978). Характер изменения потенциальных и фактических урожаев в наиболее характерных типах леса (кислично-мшистый, кустарниково-разнотравный, крупнотравный, папоротниковый), в основном—совпадает. Авторами отмечается, тесная связь урожайности с таксационными показателями деревьев, полнотой древостоев, при этом во всех условиях пыльца пихты обладает высокой жизнеспособностью и фертильностью. Отмечено, что по уровню закладки генеративных почек нельзя судить об урожае: суммарные потери потенциального урожая в год закладки могут достигать 90%, при средних показателях от 27,9% (пихтач кислично-мшистый) до 47% (папоротниковый), что объясняется условиями питания деревьев. Разница сохранности потенциального урожая в наиболее производительном типе леса (пихтач кислично-мшистый) с низкобонитетным папоротниковым пихтачом составляет всего 10,9%. Отмечено, что урожайность заметно повышается с увеличением размеров деревьев и развития кроны во всех типах леса. В то же время, отдельные деревья предрасположены к образованию повышенного числа шишек, различаются по частоте семеношения, устойчивости урожаев по годам. Семенная продуктивность может быть обусловлена генетически – деревья пяти видов сем. *Pinaceae*, в т.ч. и *A. alba*, с максимальной продуктивностью полных семян характеризовались среднепопуляционным уровнем гетерозиготности (Коршиков, 2009).

Проблема полноценности семян является одной из основных в репродуктивной биологии растений (Левина, 1981). В естественных условиях значение имеет гаметофитный отбор – селекция генотипов в половом поколении жизненного цикла растений, основанный на генетической разнокачественности

гамет (Biotechnology., 1985). Поскольку значительная часть генома экспрессируется в гаплоидной фазе, отбор на гаплоидном уровне (особенно, в мужском гаметофитном поколении) может вызывать существенные изменения в структуре популяций и является важным фактором эволюции растений (Геодакян, 1977, Ottaviano et al., 1988).

Зависимость процессов формирования семян от воздействия различных факторов окружающей среды, послужила развитию в последние десятилетия экологической эмбриологии (Эмбриология цветковых., 2000). Подчеркивается, что структуру репродуктивных органов следует рассматривать с точки зрения экологии опыления, т.е. как функциональную единицу, иначе изучение их морфологии теряет всякий смысл, а само развитие становится непонятным и может быть объяснено лишь с позиций ортогенеза и подобных теоретических концепций (Fagri Pail van der, 1980).

Заключение

Глобальные изменения в последние десятилетия провоцируют усыхание различных видов хвойных (Forest decline., 1989, 1995, Бажина, Третьякова, 2001). Усыхание видов р. *Abies* носит глобальный характер, наблюдается на фоне глобальной нестабильности климатических условий и повышения уровня загрязнения среды. Консенсус о предрасполагающих и триггерных факторах усыхания пихты сибирской в лесных экосистемах Сибири не достигнут. Анализ особенностей и гипотез причин усыхания видов р. *Abies* в лесных экосистемах Европы, Дальнего Востока России, Восточных Гималаев, хр. Хамар-Дабана позволяют сделать заключение об уязвимости р. *Abies* на фоне нестабильности климатических условий и повышения уровня загрязнения среды. Нарушения гомеостаза темнохвойных лесов Сибири привели к катастрофическому усыханию деревьев пихты сибирской вследствие инвазии полиграфа (*Polygraphus proximus*) (Кривец и др., 2015, Дебков, 2020). Сведения о характере репродуктивных процессов в усыхающих древостоях, за исключением наших работ для гор Южной Сибири практически отсутствуют.

Устойчивость, экологическая надежность популяций и расширение ареала растительных видов во многом зависят от функционирования репродуктивной системы. Основными факторами, оказывающими негативное влияние на развитие и функционирование генеративных органов, являются климатические изменения и экстремумы, техногенное загрязнение (Бажина и др., 2013, Genetics effects., 1987, Kirdyanov et al., 2020). Органы половой репродукции хвойных часто оказываются более чувствительными к воздействию экологического стресса, чем вегетативные. В неблагоприятных условиях у различных видов хвойных нарушаются процессы семеношения: наблюдается стерилизация семян, уменьшается их количество (Лесные экосистемы., 1990). Наиболее сильное влияние условия среды оказывают на качество пыльцы: нарушаются физиологические процессы синтеза жизненно необходимых веществ, формируются пыльцевые зерна, не способные к оплодотворению.

Сведения о репродуктивных процессах у пихты сибирской ограничены: практически не изучены процессы заложения и развития генеративных почек, споро-, гамето- эмбриогенез, процессы формирования семян и развитие этих процессов в условиях экологического стресса (усыхающие древостои, загрязнение среды и пр.). Приведены описания отдельных этапов семеношения, характеристика естественного возобновления в различных типах леса (Некрасова, Рябинков, 1978, Фалалеев, 1964, 1982, Савченко,1970), некоторые эмбриологические особенности показаны И.Н. Третьяковой (1990), однако прохождение процессов онтогенеза не охарактеризовано в условиях нарушенных лесных экосистем. Детальные исследования мейоза при микроспорогенезе в условиях экологического стресса, мегаспорогенеза реализованы лишь в наших работах (Бажина, 2021, Бажина и др., 2007, 2012, Bazhina et al., 2008, 2011).

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

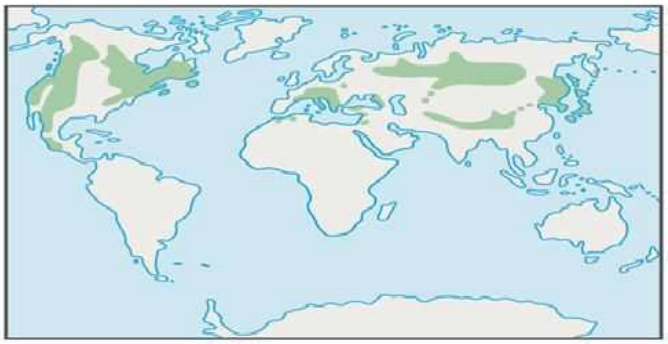
В соответствии с поставленной целью программа исследований предусматривала оценку состояния разновысотных горных биоценозов и особенностей повреждения деревьев, характеристику процессов половой репродукции пихты сибирской в оптимальных и в стрессовых условиях: в нарушенных горных экосистемах, при повышенном уровне загрязнения, акклиматизационном стрессе при интродукции.

Пихта сибирская – чрезвычайно интересный объект исследований как ботанической вид, так и с лесоводственно-экологической точки зрения. Виды рода *Abies* распространены в умеренных (в т.ч. таежных, подтаежных, хвойно-широколиственных), субтропических и тропических областях Северного полушария, включая Мексику, Гватемалу, Гондурас, Сальвадор, большая часть произрастает на Тихоокеанском побережье Азии и Северной Америки, которая считается родиной данного рода (рисунок 2.1) (Miller, 1754, https://www.conifers.org/pi/Abies.php).

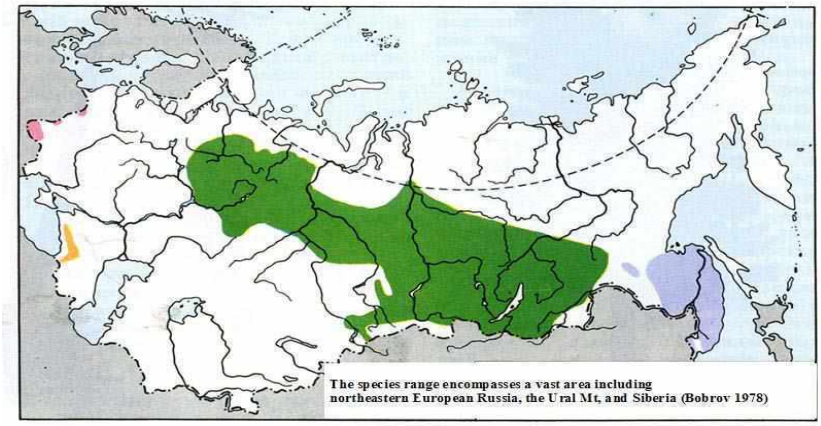
По анатомическим признакам строения древесины (отсутствие смоляных ходов) род *Abies* относится к наиболее древней, примитивной группе сем. *Pinaceae* (Будкевич, 1961). Самые древние находки р. *Abies* – верхнеюрские пыльцевые зерна; более достоверные остатки пихт известны с олигоцена (Бобров, 1978). О примитивности рода свидетельствуют и деления проталлиальных клеток пыльцевого зерна (Цингер, Размологов, 1972). За более чем три века накоплен большой описательный материал по пихтам Западной Европы, стран Средиземноморья, Северной Америки и Японии. Все виды *Abies* характеризуются узкопирамидальной формой кроны; при свободном росте крона – низко опущенная, стволы – полнодревесные.

Первая ботаническая характеристика рода, включающего 52 вида и 12 разновидностей, в том числе 9 видов пихт, произрастающих на территории бывшего СССР, осталась незаконченной (Viguie, Gaussen, 1929, Gaussen, 1964). Таксономические сведения и дендрологическое описание рода приведены в

работе «Деревья и кустарники СССР» (1949) и сводке Д.Г. Редера (Rehder, 1949). Систематика р. *Abies* разработана довольно подробно в работах Т. Лиу (Liu, 1972) – «филогенетическая схема» последовательного образования видовых секций – А.Е. Маценко (1963, 1964)– схема «генетических отношений» секций и серий. Т. Лиу разделяет род на два подрода: *Pseudotorreya* (1 секция) и *Abies* (14 секций), охарактеризовано 39 видов, 19 разновидностей и 9 гибридных форм.



а



б

Рисунок 2.1 - Ареал р. *Abies* (а) и видов рода на территории СНГ, по Е.Г. Боброву, 1978 (б): – *A. marianna*, – *A. nephrolepis*, – *A. sibirica*, – *A. nordmanianna*, – *A. alba*.

Согласно А. Е. Маценко выделяется 56 видов, из них в Южной, Центральной и Восточной Азии – 28, Малой Азии и на Кавказе – 4, Сибири и Средней Азии – 2, Северной Африке – 2, Южной и Центральной Европе – 5, Центральной и Северной Америке – 15. В восточном полушарии присутствуют 52 вида и 12 разновидностей р. *Abies*, сгруппированные в 4 секции: *Bracteata* (15 видов), *Elate* (8 видов), *Abies* (8 видов) и *Piceaster* (25 видов), которые делятся на

серии (ряды), однако, выделение некоторых видов спорно (Farjon, 1990). Е.Г. Бобров (1978) на территории России выделяет 6 видов - сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.), кавказская, или пихта Нордмана (*A. nordmanniana* (Steven) Spach), сахалинская (*A. sachalinensis* Fr. Schmidt), Майра (*A. mayriana (*Miyabe et Kudo*)* Miyabe & Kudo), почкочешуйная (*A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim), цельнолистная (*A. holophylla* Maxim). Современные исследования с использованием нуклеотидных последовательностей ядерной, митохондриальной и хлоропластной ДНК, имеющих у видов семейства *Pinaceae* соответственно материнское, отцовское и биродительское наследование подтвердили видовой статус пихты Семенова (*A. semenovii* B. Fedtsch), растущей в горных лесах Тянь-Шаня (Комаров, 1934, Семерикова, Семериков, 2006, 2019).

2.1. **Ботаническая и экологическая характеристика пихты сибирской**

Пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb., р. *Abies*, секция *Balsamea* Engelm. emend. Farjon et Rushforth, подсекция *Laterales* Patschke emend. Farjon et Rushforth), произрастает на северо-востоке европейской части России, Урале, Западной Сибири, горных системах Алтая, Джунгарского Алатау, Прибайкалья, Забайкалья, почти от уровня моря до 2000 м над ур. м. (Маценко, 1963, 1964). Ареал вида охватывает значительную часть таежной зоны, простираясь от бассейна Северной Двины и средней Мезени на западе (около 40º в.д.) до верховьев Алдана на востоке (138º в.д.) (рисунок 2.1б). Северная граница в долине р. Печоры поднимается до 66º с.ш. (Юдин, 1937), в пойме р. Обь – проходит на широте 64º30´с.ш., в пойме р. Енисей – до 67º40´, это единственное заполярное местонахождение р. *Abies* (Каппер, 1954, Рысин и др., 2012). Южная граница пихты проходит вдоль рр. Волга и Кама, восточнее г. Костромы, на Урале достигает 55º35´с.ш., в Джунгарском Алатау спускается до 44º с.ш. (Галазий, 1954). В настоящее время это единственный представитель рода, имеющий столь обширный, вытянутый в широтном направлении ареал – такого нет ни у одного современного вида, даже на родине, в Северной Америке (Gaussen, 1964).

Пихта сибирская - дерево, достигающее высоты 30-38 м и диаметра 50-80см с темно-серой корой, холодостойка, мезофит, эутроф, теневынослива (Галазий, 1954, Каппер, 1954, Фалалеев, 1982). Вегетативные почки – некрупные, округлые или шаровидно-яйцевидные, бледно-коричневые, хвоя мягкая, плоская, до 35 мм длиной и до 1,5 мм шириной, сверху насыщенно-зеленая, глянцевая, снизу с двумя белыми тонкими полосками. Хвоя на конце часто раздвоенная, прямая или едва изогнутая, сверху блестящая, темно-зеленая, снизу беловатая; на вегетативных ветвях тупая, 20-30 мм длины, на генеративных – более заостренная, 16-18 мм длины, сохраняется на ветвях 7-10 лет. О форме окончания хвоинок пихты мнения исследователей неоднозначны. А. Е. Маценко (1964) показала, что кончик хвои пихты выемчатый – округлый с двумя головками, что, по ее мнению, является следом древней дихотомии и примитивным признаком. Однако Е. Г. Бобров (1978) считает, что, хвоя на вегетативных побегах пихты сибирской тупая, а на генеративных – заостренная. Молодые веточки буроватые, волосистые. Кора у пихты сибирской гладкая, серая, со смоляными желваками, у старых деревьев трещиноватая, смоловместилища в виде желваков на ней отсутствуют. На сырых почвах корневая система поверхностная и даже на богатых почвах стержневого корня у пихты сибирской нет, что определяет ее ветровальность (Крылов, 1961, Фалалеев, 1982). Ветви при соприкосновении с землей дают многочисленные отводки, которые, потеряв связь с материнским деревом, долгое время могут расти в виде стланика. До 5-8 лет растет медленно, подвержена грибковым заболеваниям, ствол рано поражается гнилью и дерево при сильном ветре ломается в нижней трети ствола. Предельный возраст деревьев 300 лет (Крылов и др., 1986), но в условиях влажного климата они редко доживают до 220-260 лет. На Западно-Сибирской равнине во влажных местах доживает только до 160-180, а на высоких речных террасах до 220-240 лет.

Генеративный цикл представителей р. *Abies* продолжается в течение 14 месяцев: с июля по сентябрь следующего года. Заложение зачатков микро- и мега- (макро)стробилов начинается в конце лета, дальнейшее развитие их, процессы опыления, оплодотворения и формирования семян происходят в

течение весны – лета следующего года, и к осени семена созревают (Singh, 1978). Заложение мужских генеративных почек у пихты сибирской происходит в пазухах игл хвои и приурочено к периоду окончания роста побегов, который протекает в более сжатые сроки, чем у других хвойных.

Шишки – овально-цилиндрические, длиной до 9,5 см, диаметром до 4 см, зеленые или коричневато-бурые, ко времени созревания светлеют, расположены вертикально у концов побегов прошлого года, при созревании распадаются. Семенные чешуи тонкие, каждая несет по два семязачатка; кроющие чешуи зрелых шишек кожистые, приросшие основанием к семенным чешуям, семена клиновидные или яйцевидные, соединены с превышающим их крылом, коричневато-желтые, до 7 мм в длину. Исходя из строения кроющих чешуй пихта сибирская считается наиболее молодым и прогрессивным видом р. *Abies* (Маценко, 1963, 1964). Мегастробилы у пихты сибирской закладываются строго в тканях верхней стороны побега, а микростробилы – в тканях нижней стороны (Некрасова, Рябинков, 1978, Минина, Третьякова, 1983).

Семеношение пихты сибирской значительно варьирует в различных типах леса и начинается с 30 лет при свободном росте и с 50-70 лет при росте в насаждении (Фалалеев, 1964, 1982). Предполагается наличие у пихты более тесной связи начала репродуктивной деятельности с высотой деревьев, чем с их возрастом – появление генеративных органов наблюдается при достижении высоты 7-10 м (Некрасова, Рябинков, 1978). Средний возраст, в котором происходит заложение генеративных органов у пихты сибирской в пихтаче кислично-мшистом, составляет 25-65 лет, в пихтаче папоротниковом – 60-90 лет. С увеличением возраста и толщины дерева количество шишек возрастает до определенного предела, затем снижается. Деревья с наиболее интенсивным ростом отличаются обильным семеношением. Урожайность в насаждениях высшей производительности – 70 кг/га. Семена пихты отличаются невысокой всхожестью (до 65%), всхожесть свежих семян – 50-60%, через год – 30% (Некрасова, Рябинков, 1978). Масса небольшая: 1000 шт.– около 11г; благодаря

крылаткам они могут разлетаться на расстояния до 10км. Отмечены большие индивидуальные различия деревьев по урожаю шишек – коэффициент вариации достигает 105%, в отдельные годы – 195% (Селекция лесных., 1982). Выявлена изменчивость популяций пихты по признакам генеративных органов: цвету «пыльников», строению семенных и кроющих чешуй, длине и форме шишек, окраске крылаток семян (Мамаев, 1972, Ирошников, 1977, Киргизов, 1979, Милютин, Кокорин, 2003).

По мнению В. В. Тумана и Л. Н. Тюлиной (цит. по Каппер, 1954), подрост пихты появляется лишь там, где почва прикрыта мхом и где отсутствует валеж и, таким образом, располагается в основном в окнах, на прогалинах и опушках. И. Д. Махатков (1998) в черневых пихтово-осиновых лесах Салаира отмечает «двойной» механизм возобновления: под пологом пихты (1) и осины (2). Пихта сибирская может возобновляться и вегетативно – отводками и черенками. По данным В. П. Корша (цит. по Каппер, 1954), в лесных экосистемах Средней Азии (Наманганский лесхоз) около 25% деревьев пихты и ели были вегетативного происхождения, а в Башкирской АССР, в горах хр. Уреньга, число стволов пихты сибирской вегетативного происхождения достигало 14–15% (Селекция лесных., 1982). Стволы таких деревьев имели наименьшие диаметры и очень слабо развитую корневую систему, на основании чего авторами был сделан вывод о недолговечности деревьев пихты сибирской вегетативного происхождения.

Пихта является наиболее требовательным лесообразователем Сибири: она теплолюбива, хотя зимой может переносить морозы до -50ºС, боится ранневесенних заморозков, побивающих молодые побеги и хвою, резких перепадов температур, предпочитает плодородные почвы. Оптимальные климатические условия для пихты сибирской следующие (Протопопов, 1965): продолжительность вегетационного периода – 120 дней, сумма температур выше 5ºС – 1600ºС, средняя температура за вегетационный период 12º С (июля 16ºС), сумма осадков за вегетационный период не менее 7000 мм, за год – 900-1500 мм, средний дефицит влажности воздуха в июле – не более 4 миллибар, средняя относительная влажность воздуха – не менее 65%, глубина снежного покрова 120

см. Такие условия пихта сибирская находит в горных системах Южной Сибири, где она произрастает совместно с кедром сибирским и лиственницей, а в районах с наибольшими показателями относительного увлажнения формирует чистые леса или имеет преобладание в составе пород (Назимова, 1975). Как вид континентального климата, пихта характеризуется низкой величиной зимней транспирации (Иванов, 1939), содержание воды в древесине – 67% (заболонь), 17,4% (сухая ядровая древесина), испарение пихты меньше, чем у ели, сосны. Требовательна пихта сибирская к минеральному составу и влажности почвы. В оптимальных условиях на глубоких, свежих, суглинистых почвах со слабо выраженным подзолообразовательным процессом, является высокопродуктивной древесной породой: к возрасту рубки (90-100 лет) запас древесины ее насаждений достигает 500 м^3 на 1 га и более (Поликарпов и др., 1986). По мере ухудшения климатических и почвенных условий уменьшается доля участия пихты в создании древостоя, снижаются показатели роста и развития, ослабляются ее конкурентные возможности. Хорошо переносит затопление во время паводков, но на заболоченных участках почти не растет.

Пихта сибирская является самым теневыносливым среди сибирских видов, крона плохо очищается от сучьев, на глубоких почвах пихта редко страдает от ветровала (Фалалеев, 1964, 1982). До 60 лет и более мирится с недостатком света, давая прирост по высоте – от нескольких миллиметров в год. При улучшении условий подрост переходит в тонкомер. Узкопирамидальная крона, оказывающая небольшое сопротивление ветру, способствует устойчивости. Относительно устойчива пихта к ветровалу на крутых горных склонах, где корни ее проникают глубоко в трещины. При близком уровне грунтовых вод корневая система располагается на поверхности, и деревья становятся ветровальными.

Леса с преобладанием пихты сибирской в России распространены на площади около 14 млн. га с запасом древесины свыше 2 млрд. м^3, большая часть которого приходится на спелые и перестойные насаждения (Фалалеев, 1982). Распространение связано в основном с горными районами, где вид может подниматься до 2000-2100 м над уровнем моря, доходя до верхней границы

лесного пояса. В густых и сырых лесах северо-востока Европейской части России, в Предуралье и на Урале описана стелющаяся форма – «пихтовый стланик» (Корчагин, 1936). Стланиковая форма (A. *sibirica f. alpine* Polyakow) встречается также на Алтае у верхней границы леса, в лесах Западно-Сибирской низменности – *A. sibirica* var. nana Sch. (Рысин и др., 2012). На равнинах пихта сибирская чаще приурочена к долинам рек и возвышенным берегам. В горах Южной Сибири пихта сибирская является одним из основных лесообразующих видов (Чередникова, 1969), занимает здесь третье место после кедра сибирского и лиственницы сибирской, на пихтовые леса приходится около 16 % лесопокрытой площади. Типы пихтовых лесов детально охарактеризованы в монографиях «Типы лесов гор Южной Сибири» (1980), «Климат и горные леса Южной Сибири» (1986), «Пихтовые леса России» (2012).

Обширный ареал обусловливает формовое разнообразие пихты сибирской по морфологическим признакам. По типу роста кроны выделяются плакучая, канделябровидная, пирамидальная, приземистая, узкоконусовидная, ширококонусовидная формы (Селекция лесных., 1982). У всех форм крона отличаются густотой, обусловленной различным содержанием межмутовочных ветвей (Некрасова, Рябинков, 1978). По строению коры выделяются гладкокорая и трещиноватая формы, для южных районов Средней Сибири типична гладкокорая форма (Милютин, Кокорин, 2003), трещиноватая, с более твердой древесиной, растет в Горной Шории и Восточном Саяне (Фалалеев, 1982). В возрасте 80 лет гладкокорая форма превосходит трещиноватую по высоте на 19-27%, по объему ствола - на 71-92%. По цвету хвои у пихты различают формы с сизой или серебристой хвоей, ярко-зеленой, желтовато-белой и с выраженными белыми полосами снизу (Некрасова, Рябинков, 1978).

2.2. Характеристика районов исследований

Основные исследования проводились в пределах Алтае-Саянской и Прибайкальской лесорастительных областей гор Южной Сибири. Происхождение современного рельефа Алтае-Саянской области относится к неоген-четвертичному времени, когда на месте древних пенепленизированных

горных стран произошли мощные сводовые поднятия, сопровождавщиеся разломами, сбросами и сдвигами (Краткая..., 1960, Средняя Сибирь…, 1964, Типы лесов..., 1980). Прибайкалье – часть сводового поднятия Сибирской платформы. Остатки древних пенепленов сохранились на Алтае, в Западном и Восточном Саянах, в Кузнецком Алатау на различных высотных уровнях (до 2500 м ур. м. на Алтае, 1500-2000 – в Саянах и около 1000 – в Кузнецком Алатау). Максимальной интенсивности и амплитуды орогенные движения достигали на Алтае, где современные высоты хребтов составляют нередко 2-3 тыс. м, а в Центральном Алтае – 3-4 тыс. м, г. Белуха имеет отметку 4506 м. Абсолютные высоты хребтов Западного Саяна и северо-восточного макросклона Восточного Саяна-в основном 1800-2300 м, доходит до 3121 м (хр. Кызыл-Тайга). Наименьшими высотами отличаются Кузнецкий Алатау (в основном 400-800 м, максимальная высота 2178 м, г. Верхний Зуб) и Салаирский кряж (400-500 м).

Для Алтае-Саянской области характерны пять основных типов рельефа: 1. Альпийский, преобладающий в основном на Алтае; 2. Среднегорный эрозионный, встречающийся на 1/2 территории Алтая и на 2/3 территории Саян, а также в Кузнецком Алатау; 3. Низкогорный эрозионный, особенно развитый в Кузнецком Алатау, а также по периферии котловин и в предгорьях Алтая и Саян; 4. Рельеф древних поверхностей выравнивания, встречающийся во всех перечисленных системах; 5. Аккумулятивный рельеф межгорных впадин и предгорий, представленный в Кузнецкой, Минусинской котловинах и в межгорных котловинах Алтая (Типы лесов…, 1980). Доминирует повсеместно среднегорный эрозионный рельеф (800-2000 м), элементы которого заняты лесом. Весьма характерен для горнолесной области и рельеф древних поверхностей выравнивания, занимающий высотные уровни от 1000-1800 до 2500 м. Обычно это неширокие плато, покрытые лесом или крупноглыбовыми россыпями камней, над которыми на высоту 100-200 м поднимаются отдельные сопки, сложенные твердыми породами. В настоящее время развитие рельефа идет в направлении расчленения и

уничтожения поверхностей выравнивания. Наряду с эрозионными процессами здесь также представлен комплекс мерзлотных рельефообразующих процессов: морозное выветривание и трещинообразование, солифлюкция и оплывание. При заметных уклонах поверхности возникают курумы и каменные реки. В среднегорной ступени основным процессом современного рельефообразования, определяющим динамичность лесных ландшафтов, является водная эрозия, активность которой зависит от амплитуды поднятий, а также от степени увлажненности территории. Глубина расчленения, типичная для среднегорного рельефа, составляет от 200 до 800 м, крутизна склонов – 10-25° (40°), для низкогорий (100-200 м, реже 300 м), наряду с делювиальным смывом здесь развито медленное смещение чехла элювия вниз по склону.

Природные условия Байкальского региона – геологическое строение, рельеф, климат, почвы, биота, ландшафты – отличаются разнообразием. Главными горными цепями южной части озера являются хр. Хамар-Дабан и ответвляющиеся от его северо-восточной части хр. Большой и Малый Хамар-Дабан. Уникальность Байкальского региона выражается в том, что именно здесь выделены такие всемирно известные геологические феномены, как "древнее темя Азии" (Обручев, 1927), один из крупнейших в мире Ангаро-Витимский гранитоидный массив и Байкальская рифтовая система, основной компонент которой – озеро Байкал, рассматривается как часть некогда существовавшего Палеоазиатского океана. Впадина озера Байкал пространственно приурочена к зоне сочленения Сибирской платформы, являющейся одним из древних стабильных блоков Азиатского континента, и части Центрально-Азиатского складчатого пояса, сформировавшегося на продолжении длительной геологической истории (Олюнин, 1963). Юго-восточная часть бассейна относится к системе Хэнтей-Чикойского нагорья (Краснощеков, Горбачев, 1987). Горные склоны раздроблены, смяты в складки архейскими, протерозойскими, палеозойскими, мезозойскими и кайнозойскими породами. В южной части большое распространение имеют архейские метаморфические

породы, в частности–Слюдянской серии. Четвертичные отложения в горных условиях имеют незначительную мощность и ограниченное распространение (Флоренсов, Олюнин, 1965). В Центральной и Южной котловинах озера накоплены осадки мощностью до 10 км, что вместе с толщей воды и окружающими горами определяет вертикальную амплитуду тектонических движений порядка 15 км. Значительная часть этих движений произошла в последние 1-2 млн лет. Среди осадочных пород распространены конгломераты, песчаники, метаморфизованные алевролиты. Миоценовые отложения на юго-восточном побережье Байкала слагают предгорную равнину.

Регион расположен в пределах Монголо-Сибирского горного пояса и характеризуется чередованием крупных, тектонически обусловленных рельефа, группирующихся в три горные цепи. Байкальская межгорная котловина окружена высокими горными хребтами. Западный ее борт образован отрогами Восточного Саяна, Приморского и Байкальского хребтов. С востока ее окаймляют склоны Хамар-Дабана, Морского, Голондинского и Баргузинского хребтов. Высокогорная часть (1500–2500 м над ур. м.) имеет многочисленные формы альпийского рельефа: узкие гребни, пики, троговые долины. Отроги гор крутыми склонами спускаются к береговой линии или переходят в террасы со слабым наклоном к озеру. В западной и восточной частях Хамар-Дабана хребты имеют плоские гребни и вершины, большую роль в формировании рельефа играют эрозионные процессы (Ивановский, 1981). В долинах рек происходит интенсивная глубинная эрозия и преобладает вынос разрушенного материала. Особую роль играют сели, активность которых обусловлена контрастным горным рельефом, высокой сейсмичностью и большой интенсивностью осадков (Пальшин, 1955, Будз, 1969, Галкин, 1970).

Климат региона определяется его положением в центре Азии, на протяжении всего года здесь преобладает континентальный воздух умеренных широт (Климатический справочник…, 1960, Ладейщиков, 1976, Поликарпов и др., 1986). Располагаясь по северо-западной и западной периферии гор Южной Сибири, Алтае-Саянская область наиболее доступна для несущих

влагу масс атлантического и континентального юго-юго-западного происхождения. Поэтому среди всех областей гор Южной Сибири она выделяется наибольшей степенью увлажнения и сравнительно мягким, хотя континентальным климатом. В целом климат районов работ континентальный, среднегодовая температура воздуха составляет +0,5ºС, среднегодовое количество осадков – около 485мм/год, с господствующим юго-западным направлением ветров, с холодной зимой и жарким летом, континентальность нарастает от вершин гор к межгорным котловинам (Поликарпов и др., 1986). Согласно климатическому районированию районы исследований относятся к двум климатическим областям умеренного пояса: Прибайкальская и Алтае-Саянская, Енисейский кряж расположен в зоне средней и южной тайги, пихта распространена на западных склонах (Типы лесов..., 1980).

Континентальность климата выражена большой годовой (38°С по среднемесячным значениям) и суточной (12-14°С) амплитудой колебаний температуры воздуха. В зимний и летний периоды над районом устанавливается отрог Сибирского антициклона, зимой он приносит холодные воздушные массы и формирует холодную ясную погоду с сильными морозами, а летом - ясную, жаркую, весной/осенью характер погоды неустойчив. Продолжительность безморозного периода – в среднем 120 дней, средняя дата последнего заморозка весной – 22 июня, первого осенью – 20 сентября. Для наиболее распространенных условий среднегорья (800-1200м над ур. м.) средняя температура июля – 14-16ºС, в верхней части лесного пояса -12ºС, среднегодовые температуры в среднегорье – 3-5ºС, в высокогорье 6-10º С (Климатический справочник…, 1960). В холодный период на территорию приходит западный отрог Азиатского антициклона. В горах значительное влияние на климатические условия склонов оказывает рельеф (таблица 2.1).

Таблица 2.1 – Климатическая характеристика высотных поясов гор Южной Сибири (по Поликарпов и др., 1986).

Высотный пояс растительности	Абсолютная высота, м	Радиационный баланс (ккал/ $см^2$год)	Испарение за год, см	Сумма температур выше 10°С	Продолжи-тельность периода с температу-рами выше 10°С, дней	Осадки за год, мм
Темнохвойные леса группы избыточно влажных районов						
Черневые кедрово-пихтовые	400-900	39,5-36,5	52-55	109-77	1650-1050	950-1400
Горно-таежные кедрово-пихтовые	800-1300	36,5-29	55-43	82-59	1150-650	1400-1500
Субальпийское кедровое-пихтово редколесье	1300-1800	29-23	43-35	59-43	650-250	1500-1650

У верхней границы леса зимой выражены температурные инверсии. Осадки на наветренных склонах – до 2000 мм, а на южных склонах и в замкнутых котловинах – менее 200 мм; на наветренных склонах – большой снежный покров, снижается снеговая линия (Хромов, 1983). В Саянах на одинаковых высотных уровнях при равной теплообеспеченности на высотах 1000-1500 мм (на наветренных склонах) и 500-800 мм (на подветренных) разница может составлять 1,5-2,0 раза (Поликарпов и др., 1986).

Степень проявления черт циклонического режима связана с ориентированностью горных макросклонов (Поликарпов и др., 1986). Ведущим фактором, определяющим климатические режимы, выступает не столько секторное положение конкретной местности, сколько степень проявления в ней черт циклонического режима, который определяется ориентированностью горных макросклонов по отношению к несущим влагу воздушным массам. Резкие различия в степени увлажнения наветренных и подветренных макросклонов горных систем составляют характерную черту Алтае-Саянской области и определяют дальнейшее подразделение ее на лесорастительные провинции, у верхней границы леса зимой выражены температурные инверсии. Осадки на наветренных склонах – до 2000мм, а на южных склонах и в замкнутых котловинах – менее 200 мм, на наветренных склонах – большой снежный покров, снижается снеговая линия (Хромов, 1983). В Саянах, на одинаковых высотных уровнях при равной теплообеспеченности, на высотах 1000-1500 мм (на наветренных склонах) и 500-800 мм (на подветренных) разница может составлять 1,5-2,0 раза (Поликарпов и др., 1986).

Континентальность климата Алтае-Саянской области уменьшается с запада на восток и с нарастанием абсолютной высоты: 60 – ст. Оленья Речка (1450 м над ур. м.), 56 – ст. Ненастная (1186 м над ур. м.) (Типы лесов., 1980). Суммы активных температур варьируют в пределах 800-1500ºС в Кузнецком Алатау, 700-1600º С в Саянах, 700-1200º С в Прибайкалье и колеблются в значительных пределах от 1800° – у нижней границы лесной области до 800° – у верхней (Поликарпов и др., 1986). Особые условия складываются в озерных

котловинах. Характерная черта – проявление на берегах морского климата, температурные инверсии. Особенность котловины оз. Байкал, как и Телецкого оз. – местные ветры, растительность имеет ряд своеобразных черт (Тюлина, 1967, 1976, Белова, 1975). Климат северо-восточного Алтая в целом резко континентальный, суровый, определяется рельефом (вертикальная климатическая зональность) и особенностями местной атмосферной циркуляции. В то же время Прителецкая часть характеризуется более мягким континентальным с чертами морского климатом, в долине Телецкого озера формируются бризы, фены, горно-долинные ветры (Хромов, 1983). Наиболее увлажнена центральная часть Хамар-Дабана, м/с Танхой, Выдрина – 900-1100 мм осадков, высота снега 70-140см. В горно-таежном ВПК выпадает 1000-1050мм/год осадков, преобладающими группами типов леса являются пихтарники и кедровники широкотравно- и крупнотравно-папоротниковые I-II классов бонитета, формирующиеся на горнолесных дерново-подзолистых и бурых почвах. В подгольцово-субальпийском поясе самый высокий коэффициент увлажнения (1500 мм/год), обусловленный влиянием приморского режима климата оз. Байкал. Районы имеют огромное климаторегулирующее значение - обеспечивают накопление влаги оз. Байкал и р. Енисей. Здесь преобладают средневозрастные, приспевающие и спелые, в основном среднеполнотные насаждения IV класса бонитета. На мелких грубокаменистых почвах формируются низкополнотные и низкобонитетные древостои. Верхняя граница леса образована субальпийско-подгольцово-таежными пихтовыми и кедровыми лесами, выше – субальпийской ложно-подгольцовой растительностью. Верхняя граница горно-таежного пояса – сплошной темнохвойный пояс, ниже – прерывистая полоса сосновых и лиственничных лесов. В целом ландшафты региона отражают сочетания тундрового, таежного и степного типов природной среды. Представлены гольцовые, подгольцовые, горно-таежные, подгорно-подтаежные, горно-лесные ("псевдотаежные"), горно-лесостепные, горностепные, горно-сухостепные, местами опустыненные типы природных комплексов. В прибрежной полосе оз. Байкал–существуют "ложноподгольцовые"

ландшафты древних озерных террас и конусов выноса горных рек (не выше 100 м над уровнем озера) с редкостойными лиственничниками и зарослями кедрового стланика.

Байкальская котловина, несмотря на локализацию в центре материка на огромном удалении от Атлантического и Тихого океанов, тем не менее подвергается действию атлантических циклонов, причем восточный берег увлажняется атмосферными осадками, приносимыми западными ветрами, сильнее, чем западный, характеризуется максимальными показателями снегонакопления – 1443 мм (м/с Хамар-Дабан, 1442 м над ур. м.). По классификации климатов Прибайкалье, включая Байкальскую котловину, относится к юго-восточной подобласти континентальной лесной восточносибирской области (Алисов, 1956). Природно-ландшафтные особенности, климат Южного Прибайкалья обуславливают выделение его в особую Прибайкальскую провинцию (Ладейщиков, 1976). В пределах ее южного округа находится юго-восточный климатический подокруг, охватывающий южную часть Байкала. Особенностью климата побережья оз. Байкал является более высокая по сравнению с окружающими территориями температура воздуха в весенне-зимний период и более низкая – в весенне-летний. В теплый период охлаждающее влияние (на 4-5°) водной массы озера распространяется на 5-10 км вглубь суши. На склонах хр. Хамар-Дабан температура воздуха понижается в среднем на 0,6°С на каждые 100 м высоты. В холодный период отепляющее влияние Байкала распространяется на 40-50км вглубь суши, температура воздуха на берегах на 5-10° С выше, чем в соседних котловинах, в которых она достигает в январе -25 – -30° С.

Зимой Прибайкалье находится под влиянием сибирского антициклона. Самые низкие температуры отмечаются в речных долинах и котловинах, где происходит застаивание и интенсивное выхолаживание воздуха (Власенко, 1976); средняя температура января – -20 -30°С, июня – 15-20°С. На побережье климат более мягкий, среднегодовая температура колеблется от -0,4 до -0,7°С, в районе г. Бабушкин температура июня составляет 10,1-11,5°С, января -9,5 -15,9°С. Летом

усиление циклонической деятельности формирует область пониженного атмосферного давления и выпадает основная масса осадков: на июль и август приходится 50-55% их годовой нормы. Максимум осадков (1000-1500 мм/год) приходится на западные и северо-западные склоны Хамар-Дабана и примыкающие к ним участки побережья, количество возрастает в направлении с востока на запад. Так, по Байкальскому побережью в районе г. Бабушкин выпадает за год 657 мм осадков, в районе п. Танхой - около 930мм, а в районе р.Снежная – уже 1100 мм. Эта особенность связана с преобладающими северо-восточными ветрами, в котловине часто дуют ветры с преобладанием северо-восточного (верховик), юго-западного (култук) и северо-западного (горный) направлений, в дельтах рек, заливах и бухтах, на мысах отмечаются и другие. Инверсионная стратификация атмосферы затрудняет обмен воздушных масс котловины озера с прилегающими территориями. В летний период на побережье оз. Байкал часто наблюдаются штилевые условия погоды (Ладейщиков, Ладейщикова, 1980). Различаются в горных системах Сибири климатические характеристики склонов. Северные склоны всегда увлажнены больше, чем южные, нижние части склонов – более влажные (таблица 2.2).

Таблица 2.2 - Дефицит увлажнения (Ео – Е) на склонах за теплый период, см/период (по Поликарпов и др., 1986).

Абсолютная высота, м и ориентация склона	Верхняя и средняя части склона	Нижняя часть склона
	Крутизна, град	
	10-20	10-20
1	2	3
500м над ур.м.		
С	11,6-9,4	0
В,З	17,5-16,7	1,5-0
Ю	28,2-29,2	13,2-13,1

продолжение таблицы 2.2

1000 м над ур. м.		
С	10,8-8,6	0
В,З	17,6-17,2	2
Ю	25,9-27,2	13,4-13,9
1500 м над ур. м.		
С	10,3-7,8	0
В,З	17,3-16,0	3,7-3,0
Ю	24,8-26,8	12,9-14,0

Почвенный покров Алтае-Саянской области достаточно мозаичен вследствие разного возраста и состава подстилающих геологических пород, а также неоднородности характера рельефа. По почвенному районированию территория находится в горно-подзолистой почвенной зоне, преобладают почвы лесного пояса, в почвенном покрове территорий исследований отчетливо прослеживается высотная поясность (Ильиных, 1970, Типы лесов..., 1980). Выделяются три зоны: верхней тайги – с преобладающим развитием маломощных грубогумусных подзолистых почв; нижней тайги – с типичными или дерновыми подзолистыми почвами, ясно оподзоленными на наносах различного состава и осадочных породах и слабо оподзоленных на продуктах выветривания первичных кристаллических и метаморфических горных пород; и смешанных лиственно-хвойных травянистых лесов на светло-серых, серых и тёмно-серых оподзоленных и темноцветных неоподзоленных почвах (Петров, 1952). Распространены дерново-подзолистые почвы (Umbric Albeluvisols), буроземы (Leptic Cambisols Skeletic), $pH_{водн}$ = 6,02, серогумусовые (Cambic Leptosols), $pH_{водн}$ = 5,25, темногумусовые глееватые (Histic Gleysols Humic), $pH_{водн}$ = 5,9 и буроземы с выходом горных пород (Leptic Cambisols Skeletic) 10–20%, $pH_{водн}$ = 5,25–5,6 (Шишов и др., 2004; WRB,

2006; Ерунова и др., 2008; Лесохозяйственный регламент..., 2008; Летопись природы..., 2014).

Благоприятные условия увлажнения и мощный снежный покров предохраняют почву от промерзания и способствуют значительной интенсивности процессов химического выветривания. В горно-таежной высотной зоне западных областей Южной Сибири формируются главным образом горно-подзолистые и дерново-подзолистые почвы, на востоке, где широко распространена вечная мерзлота, преобладают различные варианты кислых мерзлотно-таежных и длительно сезонно-мерзлотных горно-таежных слабооподзоленных, а в высокогорном поясе – перегнойно-подзолистые. В подгольцово-субальпийском лесном поясе сочетаются горно-луговые дерновые и торфянистые почвы под луговыми сообществами, горные подзолистые и горно-тундровые – под тундровыми ценозами. Для верхней части гор присуще заметное развитие длительной сезонной мерзлоты, в целом не свойственной циклоническим провинциям. На Енисейском кряже доминирующие в низкогорье серые лесные почвы с увеличением высоты местности также сменяются горно-таежными бурыми и горно-таежными перегнойными кислыми оподзоленными почвами (Горбачев, 2015).

Сложность геологической истории и природных условий Байкальского региона определили своеобразие его почвенного покрова, наиболее контрастного в южной оконечности озера. Почвы на юго-восточной части котловины озера представлены следующими основными типами: подбуры темные и светлые, подбуры сухоторфянистые, горно-луговые дерновые, горно-луговые, подзолы иллювиально-гумусовые тундровые; на побережье оз. Байкал, под темнохвойными лесами, преобладают буроземы в сочетании с подзолами. Почвы горно-таежного пояса представлены буроземами грубогумусными кислыми, подзолами иллювиально-железистыми, подбурами темными, пойменными дерновыми почвами (Молоков, Горбатенко, 1975, Молоков и др., 1986, Краснощеков, Горбачев, 1987). В местах с затрудненным дренажем формируются болотные почвы с торфяными и глеевыми горизонтами.

Вследствие различий орографических и климатических условий наблюдается большое разнообразие растительного покрова. Горный рельеф территории обусловливает высотную поясность растительности, а также особенности, связанные с различиями увлажненности склонов горных хребтов. Северо-западные макросклоны хребтов первыми принимают влагу атлантических воздушных масс. По лесорастительному районированию районы исследований относятся к Алтае-Саянской и Прибайкальской горным растительным областям, характеризующимся оптимальными для пихты сибирской лесорастительными условиями (Типы лесов…, 1980). В состав Алтае-Саянской области входит шесть провинций: Центрально- и Западно-Алтайская, Салаиро-Западнокузнецкая, Северная Алтае-Саянская, Восточно-Саянская, Восточнокузнецко-Минусинская. На Алтае район исследований относится к Прителецкому горно-таёжному округу, входящему в подпровинцию Северного Алтая, южная часть – к Чулышманскому горно-таёжному округу Центрально-Алтайской подпровинции и к округу Чулышманского плоскогорья подпровинции Юго-Восточного Алтая (Куминова, 1960). Влажные циклонические провинции Алтае-Саянской области (Западноалтайская, Салаиро-Западнокузнецкая, Северная Алтае-Саянская и Восточносаянская) объединяются общим преобладанием темнохвойных (пихтовых, кедрово-пихтовых и кедровых) лесов, причем с нарастанием континентальности и сухости климата происходит замещение пихты кедром.

Темнохвойные леса занимают по вертикали более 1000 м, распространены как в низко- и среднегорье, так и в высокогорной зоне (субальпийские горно-таежные и подгольцово-субальпийские сообщества – луга, редколесья и горно-тундровые кустарниковые формации) (Горчаковский, 1956, Куминова, 1960, 1965, Типы лесов..., 1980). Для растительности высокогорий характерны альпийские луга, вересковые пустоши, в Прибайкалье обычны заросли кедрового стланика, кашкары, редколесья березы каменной; к востоку доля субальпийских лугов сокращается. В подгольцовых ландшафтах густота травостоя увеличивается, альпийские луга переходят в субальпийские, приобретают яркую

окраску. Ниже, по предгорьям и склонам, распространена горная темнохвойная тайга с преобладанием кедра и пихты, а по речным долинам – ели.

Типы леса меняются с понижением высоты местности: кедрово-пихтовые баданово-зеленомошные леса переходят в кедрово-пихтовые и пихтовые чернично-мелкотравно-зеленомошные, а затем – в пихтовые папоротниково-зеленомошные и пихтовые папоротниково-крупнотравные. Леса образуют хорошо развитый горно-таежный пояс. В умеренно теплых, умеренно и недостаточно влажных местообитаниях встречаются лиственничные формации с кедром и елью. На Байкале, у выхода на Танхойскую равнину, в ландшафтах начинают доминировать пихтово-кедровые багульниково-зеленомошные леса и моховые болота, реликтовые темнохвойные и тополевые леса. Встречаются и березовые вейниково-черничные. Умеренно теплые и влажные местообитания на водоразделах и склонах теневых экспозиций занимают пихтовые формации (крупнотравные, папоротниковые, чернично-травяно-зеленомошные).

Пихтовые леса Хамар-Дабана – древняя формация, сохранившаяся здесь с третичного периода. Палинологический анализ показал, что пихта произрастает на Хамар-Дабане с миоцена (Белова, 1975). В четвертичный период здесь не было сплошного оледенения, что сыграло большую роль в дальнейшем развитии растительности (Олюнин, 1963). В постледниковый период в горнолесном поясе господствующее положение заняла темнохвойная тайга с преобладанием пихты сибирской и кедра сибирского, с примесью ели сибирской и со значительным участием неморальных реликтов в травяном покрове (Епова, 1960). Пихтовые леса занимают надпойменные террасы многочисленных рек и ручьев. По принципам лесорастительного районирования (Смагин, 1973) леса Хамар-Дабана выделены Ю.С. Чередниковой (1969) в отдельный Хамар-Дабанский округ таежно-черневых и горнотаежных пихтовых и кедровых лесов восточнобайкальской горной лесорастительной провинции темнохвойных лесов. Для них характерно господство зеленомошных типов леса. Распространены пихтарники бадановые и горно-каменистые, а также и вейниковые типы леса, в основном пирогенного происхождения. В высокогорьях преобладают каменистые

горные тундры – кустарничково-лишайниковые и кустарничково-моховые, с зарослями кедрового стланика и подгольцовых кустарников, фрагментарно встречаются луга альпийского и субальпийского типов (Епова, 1961). Общая черта горных экосистем Южной Сибири – во флоре присутствует немалое количество реликтов и эндемичных видов и растительных сообществ (Баранов, Смирнов, 1931, Типы лесов…, 1980).

В современных условиях техногенные воздействия на лесные экосистемы перешли из категории случайных в запрограммированный компонент биосферы (Смит, 1989). Повреждения лесных экосистем Сибири техногенными выбросами до начала 2000-х годов в основном имели выраженный очаговый характер. Организация вблизи горных систем Южной Сибири крупных промышленных комплексов (Красноярский, Саянский, Кемеровский, КАТЭК и др. в сочетании с дальним переносом выбросов западных регионов, Норильского ГМК) приводит к тому, что в связи с особенностями перехвата осадков горами-концентрированное осаждение токсичных компонентов выбросов («кислые» дожди и туманы, отдельные загрязнители) наблюдается в верхних частях горных систем избыточно влажных районов (Поликарпов и др., 1986). Характеристика техногенного загрязнения районов работ определялась по оценочным данным экологического мониторинга (Настоящее…, 1994, Государственные доклады «О состоянии…» за 1991-2018 гг., Летописи природы национального парка «Столбы», заповедников «Кузнецкий Алатау», «Алтайский», 2001-2018 гг., Обзор..., 2008).

В период выполнения исследований в Байкальском регионе (1991-1997гг.) основными источниками загрязнения среды рассматривались предприятия теплоэнергетики (в т. ч. и котельные), ЦБК и ЦКК (Байкальский, Северо-Байкальский и пр.), к основным компонентам загрязняющих веществ (ЗВ) в воздухе относят окислы серы (63%), азота (12%), соединений углерода (22,4%), сероводород, метилмеркаптан, фурфурол, метанол, аммиак, тяжелые металлы (Настоящее и будущее., 1994, Павлов, 1995). Повышенное содержание соединений серы (превышающее допустимые нормы в 1,5-2,0 раза) установлено не только в почве, снеге, дождевых осадках, но и в хвое пихты сибирской

(Воронин, 1989, Массель и др., 1989, Батраева, 1995, Павлов, 1995). Байкальский ЦБК в настоящее время не функционирует (официальная дата начала закрытия – 25.12.2013г.).

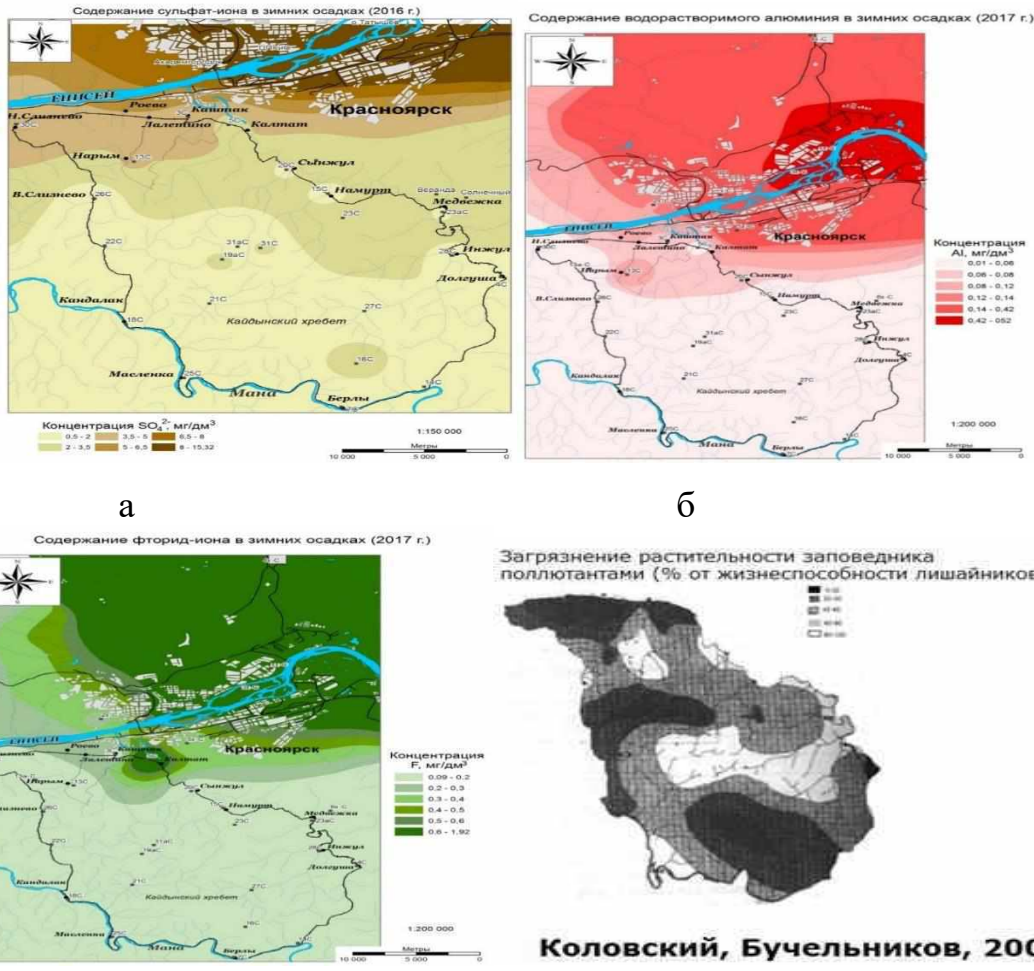
Территория исследований в Восточном и Западном Саянах расположена в пределах Красноярского края, который по валовому выбросу ЗВ в атмосферу прочно занимает первое место в России (до 12% всех выбросов Российской Федерации). Основными источниками загрязнения являются предприятия цветной металлургии, теплоэнергетики, химии, жилищно-коммунальное хозяйство, возможен также перенос токсикантов с территорий, расположенных к западу. В период проведения исследований выбросы в атмосферу от стационарных источников загрязняющих веществ по краю составляли около 2,5 млн т. ежегодно (2318,9–2475,9 тыс. т/год), выбросы автотранспорта – около 230-300 тыс. т/год. К основным поллютантам относятся оксиды углерода, серы и азота, бенз(а)пирен, формальдегид, фтор, взвешенные вещества (Гос. доклады..., 1991–2019гг).

Загрязнение территории исследований определяется в основном выбросами крупного промышленного центра – г. Красноярска с ежегодным объемом выбросов ЗВ – более 200 тыс. т. и г. Ачинска – около 60тыс. т. (О состоянии…, 1999, Государственные доклады…, 2001-2019). На юге (Западный Саян) возможно также некоторое влияние предприятий г.Минусинска – около 0,3 тыс. т/год ЗВ и Ермаковского района – (валовые выбросы – около 1,2 т/год). В выбросах преобладают диоксид серы (83,8%), окислы азота (4,0%), углерода (8,7%), углеводороды, в том числе и летучие органические вещества (2,6%), твердые взвешенные вещества (4,4%), бенз(а)пирен, формальдегид, оксиды серы и азота (Государственный доклад…, 2019). В Танзыбейской котловине расположены сельские поселения, активно функционирует дорожно-строительное управление с сопутствующим производством асфальта. Предполагается дальний западный перенос (100 км) со стороны Саяногорского алюминиевого завода, который в настоящее время является третьим по объемам производства предприятием в составе РУСАЛа. Специфическими элементами выбросов являются F, Al и Na, а

заводских тепловых станций – Ca и Mg (Давыдова, 2007). Исследования сульфатов, тяжелых металлов (Pb, Cd, As, Hg) и фтора в снежном покрове хребтов Западного Саяна (природный парк «Ергаки») показывают, что содержание их ниже ПДК, наибольшие значения отмечены в поверхностных пробах в районе оз. Ойское (Новоселова и др., 2008). Поскольку большая часть исследуемых территорий удалены от промышленных центров: ГПЗ «Больше-Кемчугский» (93 км к западу от г. Красноярска и 56 км к востоку от г. Ачинска), природный парк Ергаки (более 320 км к югу от г. Красноярска) (Новоселова и др., 2008, Экологический паспорт…, 2017, Государственный доклад…, 2019), и благодаря удачному расположению (роза ветров), исследуемые лесные экосистемы Западного и Восточного Саян (за исключением пригородной части национального парка «Красноярские Столбы» (ранее заповедник «Столбы») можно отнести к фоновым.

Национальный парк расположен непосредственно на окраине г. Красноярска, однако благоприятное географическое положение (вне зоны преобладающих ветров) и характер рельефа на естественных границах с городом, препятствующий проникновению поллютантов, приводят к значительному (в 5–45 раз по отдельным веществам) снижению уровня загрязнения его территории по сравнению с городскими экосистемами (Летописи природы…, 2001-2020 г., Мирошников и др., 1995, Ерунова и др., 2018). На 64,6% территории нацпарка уровень загрязнения не превышает околофоновых значений (рисунок 2.2а–в). Тем не менее, лесные экосистемы нацпарка периодически, при неблагоприятных погодных условиях, испытывают техногенную нагрузку вследствие привноса воздушных масс с городской территории (Зубарева и др., 2001, Тропина, 2017). Мониторинг снежного покрова в течение многих лет показывает превышение фоновых значений по суммарному загрязнению, содержащемуся в зимних осадках (хлориды, нитраты, фтористые соединения, алюминий, стронций, никель – до 32-128 мг/л) в северной, примыкающей к городу части (верховья р. Калтат, долина р. Б. Сынжул) и хр. Кайдынский (Ерунова и др., 2008) (рисунок 2.2г). Биоиндикационные

исследования жизнеспособности лишайников *Hypogymnia physodes*, *Usnea longissima* (методом замедленной флуоресценции и морфологическая оценка) показали резкое снижение состояния на участках, граничащих с городом и вершинах гор, перевалов, в 1980-е гг. здесь были отмечены также факты ухудшения или прекращения плодоношения черники, брусники и исчезновение ряда видов лишайников (Коловский, Бучельников, 2001, Отнюкова, 2006).



а б

в г

Рисунок 2.2 – Содержание сульфат-иона (а), водорастворимого алюминия (б) и фторид-иона (в) в зимних осадках (2016-2017гг.) (Летописи природы., 2016-2017); суммарное загрязнение растительности заповедника в % от жизнеспособности лишайников (г) (по Коловский, Бучельников, 2001).

В то же время на большей части территории содержание наиболее опасных элементов в почве, хвое, снеге, как и состояние известных маркеров загрязнения среды – эфирных масел хвойных, лишайников, мало отличается от фоновых.

Район северного макросклона хр. Западный Саян: пробные площади закладывались в низкогорном черневом поясе (450м над ур. м., окрестности п. Танзыбей, суммы активных температур - 1100–1800˚С), в крупнотравно-папоротниковой группе типов леса, в среднегорном таежном поясе (умеренно холодный, сумма активных температур – 700–1200˚С), крупнотравно-папоротниковая группа типов леса; и в субальпийском поясе (холодный, сумма активных температур - 300–700˚С, 1450 м над ур. м., ур. Ойское озеро), крупнотравная субальпийская группа типов леса.

В древостоях Кузнецкого Алатау (Кемеровская область) основная часть исследований проводилась на территории государственного заповедника «Кузнецкий Алатау» (западный макросклон Кузнецкого Алатау). В Кемеровской области в качестве основных источников загрязнения рассматриваются цветная металлургия (50% от выбросов токсикантов), теплоэнергетика (24-30%), а также химическая, горнодобывающая промышленность (в т. ч. Кия-Шалтырский нефелиновый рудник, п. Белогорск, введенный в эксплуатацию в 1963 г., руду извлекают из земли путем проведения буровзрывных работ). В силу господствующего направления ветров (западные и южные) на загрязнение района исследований также влияют предприятия Южного Кузбасса, отстоящие на 80-120 км к западу, а также Алтайского края (удаление – 180-280 км) (Баранник, 2005, Государственный..., 2008). Основными ЗВ являются оксиды серы, азота, углерода, углеводороды, бензапирен, соединения металлов, кремния, цианиды, фториды. Оценка качества среды в горах Кузнецкого Алатау по содержанию токсикантов в снежном покрове показала в целом низкий уровень загрязнения данного региона (Новоселова и др., 2008).

Экосистемы Северо-восточного Алтая характеризуются хорошей сохранностью, в них поддерживается естественный ход природных процессов. Регион характеризуется низким уровнем загрязнения, наибольший вклад в

суммарные выбросы ЗВ вносят предприятия горнодобывающей промышленности и жилищно-коммунального хозяйства (Государственный..., 2016, Летопись..., 1970). Основные источники загрязнения Алтайского края – предприятия энергетики (43% от всех выбросов), черной металлургии (13,6%), химической и нефтехимической промышленности (7%). В последние несколько десятилетий регион подвергается своеобразной форме загрязнения, связанной с многолетними запусками разного типа ракет Байконурского полигона (URL://oopt.info/altai/ О токсичности..., 2014). В южной части Телецкого озера, на территории Алтайского заповедника, находится район падения № 326 для сброса вторых ступеней ракет-носителей. Многочисленные обломки ракет-носителей и других летательных аппаратов (как при плановых запусках, так и при авариях), отработавшие вторые ступени ракет с ядовитыми остатками не выработавшихся всевозможных окислителей и гептила – вещества первого класса опасности, приземляются на территорию заповедника (Горбунова, электронный ресурс, URL: www.ecoethics.ru/old/b80/21.html).

Оценка техногенного загрязнения исследуемых экосистем основана на данных Государственных докладов (1999-2018гг.) и Летописей природы заповедников «Столбы», «Кузнецкий Алатау», «Алтайский». Однако существующие расчетные методы пространственного изменения токсических нагрузок хорошо отражают реальные ситуации на равнинных территориях, но малоэффективны для районов с горным рельефом (Войников и др., 2008). В настоящее время установлено, что при накоплении токсичных веществ защитная система растений дает сбой и поллютанты начинают накапливаться в метаболических центрах, нарушая клеточные мембраны, тормозя обмен веществ и продукционный процесс, вызывая трансформацию соотношений биофильных и техногенных элементов в тканях (Лесные экосистемы..., 1990, Михайлова и др., 2010). В связи с этим для оценки уровня загрязнения используются количественные показатели элементного состава хвои лесообразующих видов (Михайлова, Воронин, 1988, Лесные экосистемы..., 1990, Михайлова, 1997, Михайлова и др., 2010, Войников и др., 2008). Для дополнительной

характеристики уровня загрязнения в конкретных биоценозах исследуемых территорий в аналитических лабораториях г. Красноярска и г. Абакана по сертифицированным методикам проводился анализ внутренне-поверхностного химического элементного состава хвои деревьев пихты (для Кузнецкого Алатау и кедра сибирского), собранной в осенний период (сентябрь–начало октября).

Таблица 2.3 - Характеристика районов исследований и ПП (по Поликарпов и др., 1986, Типы лесов., 1980).

Район исследований	Координаты	Среднегодовые показатели		Продолжительность безморозного периода, дней	№ ПП	Группа типов леса
		температура, °С	количество осадков, мм			
хр. Хамар-Дабан	51°72′ с.ш. 105°86′ в.д..	-0,4 – -0,7	657-1500	107-133	0н-0в	разно- и крупнотравные
Северо-восточный Алтай	51°21′ с.ш. 89°42′ в.д.	+0,1 – -0,2	1000-2000	160-180	1-4	
				60-80	5-6	субальпийские
хр. Восточный Саян	55°55′с.ш. 92°43′ в.д.	-0,2 – -2,8	520-904	88 -183	7-8	разно- и крупнотравные
					9-10	
	55°52′с.ш. 92°52′в.д.				11-12	
					13-14	
	56°12′ с.ш. 91°10′ в.д.				15	
хр. Западный Саян	52°50′ с.ш. 93°15′ в.д	-2,7 – -3,9	900-1650	73-140	16-17	крупнотравные
					18-19	
					20-21	субальпийские
Енисейский кряж	57° 42′с.ш. 93°16′ в.д.	-1,6 – -1,8	400-500	87 (113)	22	разнотравные

Таблица 2.4 - Характеристика древостоев национального парка «Столбы» (Летопись природы., 2014)

№ ПП	Место произрастания	Возраст, лет	Высота над ур. м., м	Состав древостоя	Средние				Тип леса
					бонитет	высота, м	диаметр на 1,3м, см	полнота	
1	долина р. Лалетина	100	450-520	5П1Л1Е2Б1Ос+С	III	22	28	0,6	разнотравный
2	долина р. Б.Сынжул	160	440-480	8П1С1Е+Б	III	23	24	0,5	крупнотравный
3	Верховья р. Калтат, юго- западный склон	150	640-680	8П2Е, ед К,Л	IV	22	21	0,6	разнотравно-зеленомошно-вейниковый
4	Верховья р. Калтат северо-западный склон	150	680-730	8П2К, едБ,Л,Ос	III	23	27	0,9	разнотравно-вейниковый
5	Район скалы «Грифы»	140	500-550	10П	III	26	20	0,7	кустарниково-крупнотравный
6	Район 2 Столба	140	500-550	6П1Е1К1Лц1Б	III	26	21	0,6	осочково – крупнотравный

2.4. Объекты исследований

Настоящие исследования проводились в течение 1991-2022 гг. в темнохвойных древостоях:

- хр. Хамар-Дабан и юго-восточное побережье оз. Байкал. Исследования проводились на двух высотных уровнях 450-500 (побережье оз. Байкал) и 1110-1190 м над ур. м. На побережье сбор пыльцы и шишек проводился в древостоях на различном удалении от комбината: 3-5 км (долина р. Б. Осиновка), 10-15км (долина р. Снежная), 70-75 км (долина р. Переемная), 115-120км (долина р. Б. Ивановка), 125-130 км – ст. Мысовая (г. Бабушкин), в разнотравной, крупнотравной, зеленомошной группах типов леса. В высокогорье исследования проводились на двух участках: верховья р. Быстрая (110-115 км от ЦБК) и верховья р. Л. Халяторка (125-130 км от ЦБК);
- отроги Восточного Саяна (северо-западная часть, национальный парк «Столбы»): Манско-Канский округ горно-таежных и подгольцово-таежных кедровых лесов, невысокие отроги хребтов около 800 м над ур. м. хр. Кайдынский и Главный (Восточный Саян, 300-850м ур. м.);
- Западный Саян: северный наветренный макросклон (хр. Кулумыс, Ойский) и верхняя часть хр. Ойский (в 1992–2020 гг.);
- южная часть нагорья Кузнецкий Алатау (567-1248м над ур. м.), в Салаиро-Западнокузнецкий округе черневых пихтовых и осиновых лесов Исследования проводились в 2007–2008 гг., ПП закладывались на абсолютных высотах: в бассейнах рек Кия и Уса (567-850м над ур. м.), хр. Бархатный (920-1248 м над ур. м.) и в непосредственной близости от Белогорского нефелинового рудника (830-850 м над ур. м.), в пихтарниках подгольцовых, разно- и крупнотравной группах типов леса;
- северо-восточный Алтай. Исследования проводились в горно-таежных крупнотравных древостоях северной части Алтайского государственного природного биосферного заповедника (Абаканский, Телецкий хр., 542-2000 м над ур. м., бассейны рр. Баяс и Кыга) и в северной части Телецкого озера

Чулышманское плоскогорье (исток р. Бия, окрестности поселка Артыбаш, 437 м над ур. м.);

- Енисейский кряж (92-100 м над ур. м., Среднесибирское плоскогорье).

Вследствие различий орографических и климатических условий в экосистемах гор Сибири наблюдается большое разнообразие растительного покрова, распространены следуюшие группы типов леса: осочково-зеленомошные, кустарниково-крупнотравно-зеленомошные, крупнотравно-папоротниковые, мелкотравно-зеленомошные, крупнотравно-вейниковые, хвощево-вейниковые, злаково-крупнотравные.

Состояние древостоев и деревьев пихты оценивалось на склонах различных экспозиций, в низкогорных (долины рек и ручьев 90 и 270-480 м над ур. м.), среднегорных (530-920 м над ур. м.) частях горных хребтов, на верхней границе леса (1100-2000 м над ур. м.), в прилегающих равнинных территориях (таблицы 2.3-2.5, Приложение, таблица 1).

Вследствие различий орографических и климатических условий наблюдается большое разнообразие растительного покрова территории. Тип леса и бонитет насаждений на пробных площадях определялся с использованием материалов лесоустройства и Летописей природы заповедников (2001-2021 гг.).

Схема расположения района работ представлена на рисунке 2.3.

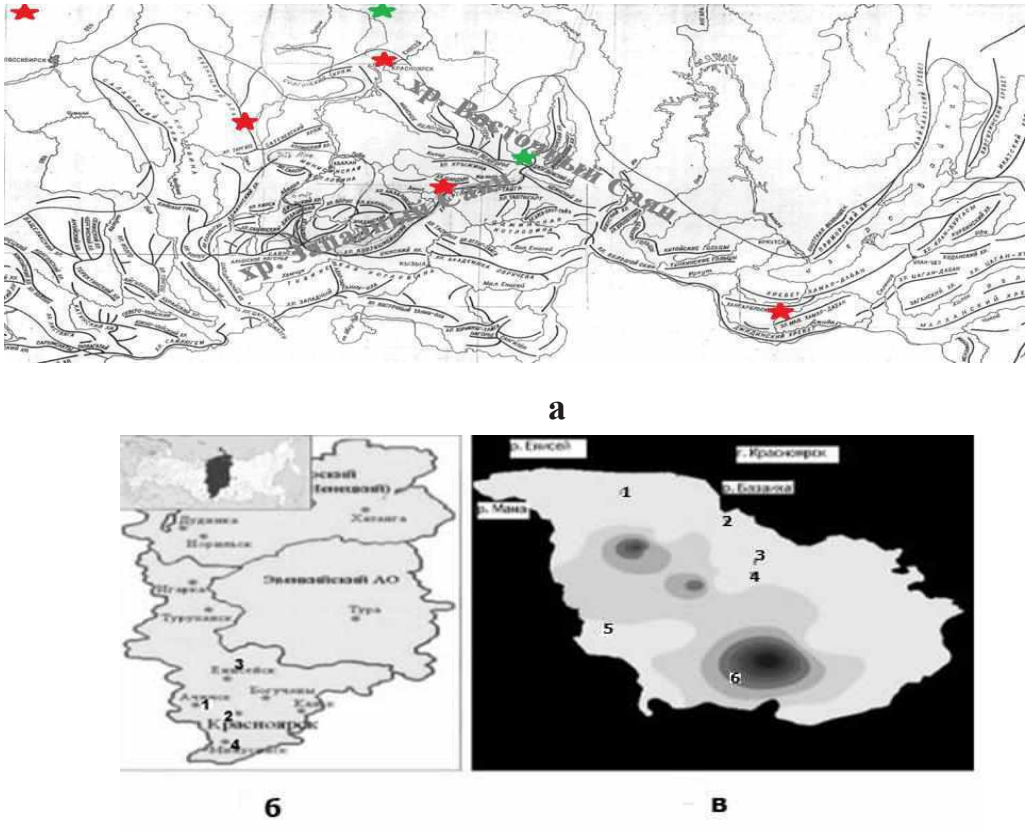


Рисунок 2.3 - Схема расположения объектов исследований: а – зеленые - ненарушенные, здоровые биоценозы, красные - усыхающие; б – на территории Красноярского края: 1 – ГКЗ «Больше-Кемчугский», долина р. Б. Кемчуг; 2 – национальный парк «Красноярские Столбы»; 3 – г. Енисейск, 4 – Западный Саян; в – на территории национального парка «Столбы»: 1 – ПП 2–3, 2 – ПП 4–6, 3 – ПП 7, 4 – ПП 8–11, 5 – ПП 12–15, 6 – ПП 16–19; содержание Al в почве (мг/кг) составляет: – 0-0.39, – 0.39-0.78, – 0.78-1.17, – 1.17-1.56, – 1.56-1.95, – 1.95-2.34, – 2.34-2.73, – 2.73-3.12, – 3.12-3.51%%.

Таблица 2.5 – Общая характеристика исследованных древостоев

Древостои	Высота над ур.м., м	Основные группы типов леса
Горно-таежные	100-520	разно- и крупнотравные
низкогорные и	640-920	
Субальпийские и подгольцовые	1000-2000	субальпийские крупнотравные, зеленомошные, бадановые

Во всех районах на этих же ПП проводилась оценка морфоструктуры кроны и состояния генеративной сферы на срубленных модельных деревьях с различной степенью усыхания (хр. Хамар-Дабан – 97 шт., Западный Саян – 165, Восточный Саян и Кузнецкий Алатау – 25-27, северо-восточный Алтай – 10).

Для оценки видоспецифичности влияния условий среды и, в частности, техногенного загрязнения на пихту сибирскую, в древостоях Западно-Сибирской равнины (долина р. Еловка), растущих в окрестностях г. Красноярска (нацпарк «Красноярские Столбы», долина р. Базаиха, юго-восточная граница г. Красноярска), Дендрария Института леса проводились исследования онтогенеза мужских структур и качества пыльцы (с 10-15 деревьев на ПП) у достаточно близкого по экологическим предпочтениям темнохвойного вида – ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). юго-восточная окраина Западно-Сибирской равнины, 56°08' с. ш. и 92°32' в. д.), а также анализ видов р. *Picea* (*P. mariana* B.S.P., *P. pungens* Engelm., *P. glehnii* (F. Schmidt) Mast., декоративные формы *Picea obovata*) при интродукции (Дендрарий Института леса СО РАН, Академгородок). Для долины р. Еловка характерен холмисто-увалистый рельеф с чередованием плоских участков водоразделов, широких логов с пологими и крутыми склонами; микрорельеф развит в виде бугров и понижений (Типы лесов..., 1980). Почвенный покров представлен темно-серыми и серыми лесными почвами. Образцы микростробилов и пыльцы отбирались в центре насаждения (ПП № 1), на опушке (ПП № 2), на северном склоне (ПП № 3) у 16-25 деревьев 90-150 лет. Исследовались также деревья, растущие в Коллекции Института леса СО РАН, и различные виды близкого по экологическим предпочтениям р. *Picea* (P. *mariana* B.S.P., P. *pungens* Engelm., P. *glehnii* (F. Schmidt) Mast., *Picea obovata* Ledeb.), растущие в Коллекции и естественных популяциях.

2.5. Методики исследований

Оценка жизненного состояния лесных биоценозов проводилась по методике В. А. Алексеева (1989) с учетом специфики повреждения крон пихты сибирской (Третьякова, Бажина, 1995, Бажина, 2020) (170–200 деревьев на ПП), заложенных по методу непровешанных ходовых линий. Лесоводственно-таксационная характеристика древостоев: состав древостоя, тип леса, возраст, полнота, бонитет определялась по материалам актуального лесоустройства.

При детальном фитосанитарном обследовании (2019г.) согласно *Ведомости учета*, путем сплошного перечета определяли состояние деревьев пихты (200–250 шт./ПП) по ступеням толщины и категориям состояния:

1. Здоровое, без признаков ослабления – крона густая, протяженная, хвоя зеленая, блестящая. Механические повреждения и смоляные потеки отсутствуют.

2. Ослабленное – атаковано вредителями, но не заселено – крона густая или изреженная, флагообразная, несколько ветвей (до 10) могут иметь ярко – рыжую хвою/признаки ржавчинного рака пихты («ведьмины метлы», наросты на ветвях, 1–3 язвы на стволе). Умеренное количество свежих и/или старых (засохших) смоляных потеков, входные отверстия стволовых вредителей. Луб свежий, белого цвета, в местах попыток поселения вредителей – некрозные пятна.

3. Сильно ослабленное – атаковано вредителями, но не заселено – крона чаще изреженная, хвоя бледно – зеленая / усыхающая (более половины ветвей). На ветвях – «ведьмины метлы», наросты, свежие и/или старые смоляные потеки, язвы и наросты на ветвях, трещины ствола. Луб свежий, белого цвета, входные каналы и брачные камеры энтомовредителей засмолены, незасмоленные входные отверстия вредителей – только в нижней части ствола, удавшихся поселений – нет.

4. Усыхающее – Заселено вредителями, хвоя верхней части кроны зеленая, ниже – ярко-рыжего цвета, могут присутствовать старые смоляные потеки. Луб большей частью свежий, розоватый, с пятнами некрозов у гнезд

вредителей. На коре – многочисленные незасмоленные входные отверстия вредителей.

5. Свежий сухостой – хвоя полностью мертвая, бурая, свежие вылетные отверстия, под корой – стадии развития вредителей. Луб влажный, буреющий.

6. Старый сухостой – крона мертвая, серая, хвоя осыпалась. Кора при сильном повреждении легко отстает и осыпается, на ней многочисленные вылетные отверстия вредителей. Луб бурый, сухой, на заболони отпечатки ходов вредителей, углубленные куколочные камеры.

Деревья подразделялись на незаселенные, свежезаселенные и отработанные вредителями (определялись по частично / полностью осыпавшейся коре, а также следам поселения/вылета стволовых вредителей). При наличии "ведьминых метел" и опухолей (*Melampsorella caryophyllacearum* G. Schrot. = *M. cerastii* Wint.) учитывались их локализация в кроне и размеры (выделялись мелкие, средние, крупные).

Результаты учета заносились в ведомость учета состояния деревьев на пробных площадях. В ведомости указывались следующие показатели: диаметр дерева на высоте 1,3 м, в см, категория состояния дерева по классам Крафта, сведения о видимых повреждениях следующими болезнями: ржавчинным раком – отмечалось наличие и расположение опухолей (под кроной, в кроне, на ветвях), а также «ведьминых метел» в шт.; стволовых (по числу плодовых тел и месту расположения трутовиков) гнилей, а также корневой гнилей при наличии, для чего выборочно проводились раскопы корней. Кроме того, для каждого дерева определялась заселенность стволовыми вредителями по категориям: нет/заселено/отработано.

Анализ морфоструктуры кроны пихты проводился на срубленных модельных деревьях по методике, разработанной для данного вида (Третьякова, Бажина, 1995, Бажина, 2020). Анализировались следующие элементы структуры кроны: протяженность кроны, расстояние между мутовками, число и длина веток в мутовке, число и длина межмутовочных ветвей, угол прикрепления веток к стволу, локализация и протяженность поврежденной части, мужского и женского генеративных, вегетативного

ярусов по кроне дерева, локализация генеративных органов на побеге, число генеративных почек, развитых и недоразвитых микростробилов, шишек. Изучение элементов кроны проводили в базипетальном направлении (от апикального побега дерева к его основанию).

Анатомо-морфологический анализ образцов побегов, хвои и ксилемы стволов проводился на образцах деревьев, растущих в отрогах Восточного Саяна («Красноярские Столбы»),в лаборатории физико-химической биологии древесных растений (ИЛ) с участием к.б.н. Стасовой В.В. Определение анатомо-морфологических характеристик хвои пихты проводили на модельных деревьях, средних по таксационным показателям для ПП, не имеющих внешних признаков поражения фитопатогенами и энтомовредителями. Для побегов и хвои, взятых с ярусов разной «сексуализации», были определены морфолого-анатомические характеристики (рисунки 2.4, 2.5).

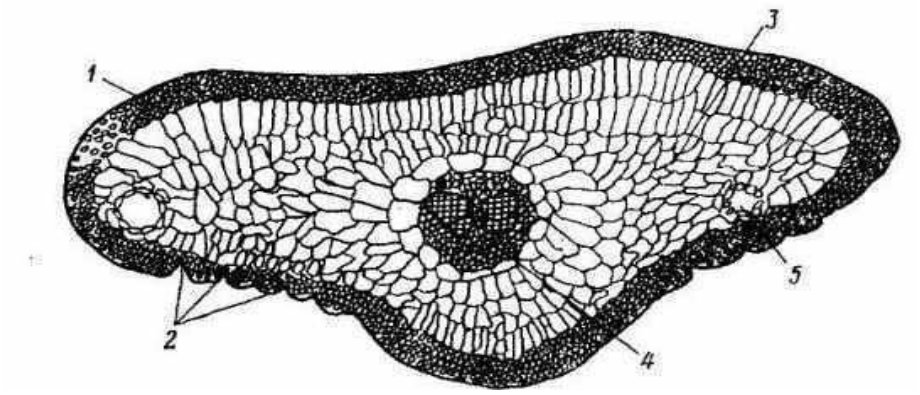


Рисунок 2.4 - Поперечный срез хвои пихты сибирской: 1- эпидермис с кутикулой, 2 - столбчатый мезофилл, 3 - губчатый мезофилл, 4 - центральный проводящий цилиндр с эндодермой и проводящим пучком, 5 - смоляной ход.

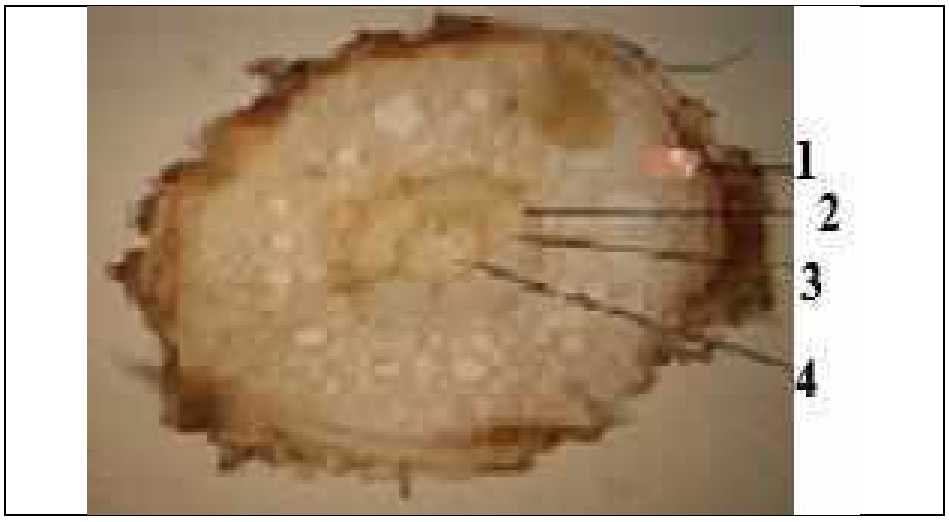


Рисунок 2.5 - Поперечный срез побега пихты сибирской: 1 – кора, 2 – флоэма, 3 – древесина, 4 – сердцевина.

Хвою отбирали с нескольких ветвей одного дерева из средней части побегов второго года роста, объединяли и брали среднюю пробу – 20 пар хвоинок методом "конверта". Образцы фиксировали в 50%-ном этаноле. Делались поперечные срезы средней части каждой хвоинки и заключались в глицерин. Препараты фотографировали с помощью микроскопа с цифровым окуляром DCM-900 (устанавливается на микроскоп вместо обычного окуляра). Программное обеспечение (ScopePhoto 3.0 for Scope technology) поставляется в комплекте с окуляром. Изображения сохранялись на компьютере в формате JPG и анализировались с использованием программы PhotoMaster 1.31 для цитофотометрии, которая осуществляет расчет оптической плотности фотографий, инвертирование, увеличение контраста и сглаживание изображения, генерацию бинарного изображения, определение расстояния между объектами и площади области на фотографии. Предусмотрен режим калибровки пересчета всех координат в метрические единицы (http://t_lambda.chat.ru). На препаратах (3 повторности) измеряли ширину, толщину и площадь поперечного среза хвои, центрального цилиндра, проводящих пучков и смоляных ходов; показатели усреднялись.

Для изучения состояния проводящих и запасающих тканей стволов в 2017 г. на 4 ПП (нацпарк, долина р. Лалетина и Б. Сынжул, 480-530 м над ур.м. и верховья р. Калтат, 640-680 м над ур. м.) у модельных деревьев с помощью возрастного бурава брали керны стволов на высоте 1,3 м над уровнем почвы. Керны немедленно фиксировали в 4%-ном водном растворе формалина. На поперечных срезах кернов измеряли толщину последних пяти годичных приростов древесины (2012–2016гг.), толщину луба до перидермы, рассчитывали средние показатели. При морфолого-анатомических исследованиях было обработано около 150 срезов побегов и 1950 образцов хвои.

В экосистемах Восточного, Западного Саян у 15–20 модельных деревьев/ПП определялись основные морфометрические параметры побегов 3 ветвей вегетативного и генеративных ярусов: линейный прирост побега, число хвои на единицу длины побега, длина, ширина и процент повреждений хвои (хлорозы и некрозы).

Процессы развития и функционирования репродуктивных органов исследовались в оптимальных условиях и при нарушении гомеостаза деревьев. Анализ особенностей мейоза при микроспорогенезе и развития пыльцевых зерен проводился в естественных популяциях Восточного и Западного Саян, а также при интродукции (Дендрарий Института леса СО РАН, западная окраина г. Красноярск) (2002–2007 гг.). Микростробилы, собранные с 3-10 деревьев в популяции, фиксировали ежедневно с 20 апреля по 13 мая в спиртово-уксусной смеси (3:1). Материал выдерживали в фиксаторе 1–2 суток, затем переводили в 70%-й спирт на хранение. При проведении анализа микростробилы окрашивали ацетогематоксилином (Паушева, 1986). В каждом образце просматривали около 300 клеток, определяли частоту встречаемости и спектр аномалий; всего просмотрено более 20 тыс. делящихся клеток.

Для исследований жизнеспособности генеративных структур с 15–20 деревьев на каждом опытном участке проводился сбор генеративных почек, пыльцы, шишек; деревья отбирались таким образом, чтобы было возможно

успешное перекрестное опыление (Colwell, 1951). В лабораторных условиях определялись размеры пыльцевых зерен (ПЗ) на основании следующих биометрических показателей: двух перпендикулярных диаметров тела ПЗ, длины и высоты воздушных мешков (ВМ). Для определения жизнеспособности пыльцу проращивали в термостате (26ºС) на минеральной среде (Nygaard, 1969, 1970) и в растворах сахарозы 10-20% концентрации. Через 5–6 дней после заложения пыльцы на проращивание учитывались число проросших ПЗ (в %), длина пыльцевых трубок (в мкм). Гистохимические анализы выполнены по пособию И. А. Паларамчук и Т. Д. Веселовой (1965).

У деревьев разных категорий состояния, произрастающих в биоценозах Восточного Саяна в 2011г., определялся (м.н.с. Ф. Н. Кудашовой, лаборатория физиологии и биохимии древесных растений Института леса) биохимический состав пыльцы: фиксация в 96%-ном кипящем этаноле 10 мин, затем исчерпывающая экстракция 70%-ным этанолом, экстракт выпаривался. Затем проводили полную экстракцию в делительной воронке дистиллированной водой и хлороформом (1:3), полученную смесь встряхивали и оставляли на 24 часа. Примеси белков и пигментов удаляли, очищенный водный экстракт разделяли на колонке с катионитом КУ-2 на углеводную и аминокислотную фракции. Углеводы смывали дистиллированной водой (70-150 мл, 30 мин), а аминокислоты последовательно элюировали 70-80 мл 2N аммиака, 60 мл 4N аммиака и 100 мл дистиллированной водой со скоростью 1–2 капли в секунду (Успенская, Кретович, 1962). Раствор выпаривали на водяной бане (t = 60 °С). Состав и количество свободных аминокислот определялся на аминокислотном анализаторе ААА-339, сумма растворимых углеводов – ускоренным полумикрометодом определения сахаров (Плешков, 1976). Для определения фенольных соединений проводили полную экстракцию дистиллированной водой, нерастворимые вещества удаляли центрифугированием при 5000 g в течение 10 мин. Количественное определение проводили колориметрическим методом с использованием реактива Фолина-Дениса (Александрова, Осипов, 1985). Содержание веществ рассчитывали в мг/г абсолютно сухой ткани.

Для характеристики семеношения с каждого дерева собиралось 10-30 шишек, определялись структура урожая и семенная продуктивность шишек, качество семян. Структуру урожая определяли по методу Д. А. Сабинина (1971), разработанному для злаковых культур и модифицированному для хвойных (Минина, Третьякова, 1983). Учитывали следующие элементы строения шишки: длина и ширина, число семенных чешуй (общее, развитых), число семян (общее, развитых), масса 1000 шт. семян. Семенная продуктивность шишек оценивалась по числу семенных чешуй, давших семена (всего и развитых). Принимая во внимание то, что под каждой семенной чешуей формируется по две семяпочки, при расчете семенной продуктивности число семенных чешуй, давших семена, уменьшалось вдвое. Расчет проводился по формуле: A=n/2N*100 (%), где A – семенная продуктивность, n – число семян (общее, развитых), N – общее число семенных чешуй. Качество семян определялось рентгенографическим анализом (Щербакова, 1965) либо при проращивании в чашках Петри в течение 7-21 дня (ГОСТ 13056.6-68). Подсчитывалось число развитых, недоразвитых, пустых и беззародышевых, поврежденных энтомовредителями семян (в %).

Для анализа процессов формирования генеративных структур проводили фиксацию материала водной смесью Навашина или спиртовым фиксатором Карнуа (Паушева, 1986). Фиксированный материал промывался в проточной воде при фиксировании по Навашину, в растворах этилового спирта – по Карнуа, обезвоживался в серии спиртов до 80%. Далее готовились постоянные препараты по общепринятым методикам (Прозина, 1960, Паушева, 1986). Образцы пропитывались парафином через промежуточную жидкость (ксилол) и заливались в "парафиновые пряники". Для работы на микротоме из "парафиновых пряников" изготавливались парафиновые блоки. Образцы резались на ротационных микротомах Mikrom (Германия) или МПС-2 (Россия), срезы наклеивались (белково-глицериновым клеем) на предметные стекла, высушивались в термостате (t = 40ºC), затем через серию спиртово-ксилольных смесей освобождались от парафина. Окрашивание проводилось проционовыми красителями (Иванов, Литинская, 1967, Иванов, 1982):

красным (2RS) и синим (RS), генцианвиолетом с подкраской эозином (Паушева, 1986), гематоксилином по Гейденгайну (Jensen, 1962), в период оплодотворения – реактивом Шиффа по Фельгену (Пирс, 1962), срезы заключались в канадский бальзам и высушивались. Микроскопический материал (более 930 образцов) просматривался на микроскопе Микромед-2 с видеокамерой и выходом на монитор (таблица 2.6).

Таблица 2.6 - Количество проанализированных препаратов, шт.

Место отбора образцов	Хр. Хамар-Дабан		Восточный и Западный Саяны		
	низкогорье	высокогорье	низкогорье	среднегорье	высокогорье
Количество препаратов	235	53	497	110	35

Для характеристики репродуктивного потенциала проводилось также введение в культуру *in vitro* незрелых зародышей пихты сибирской, на стадии формирования семядолей (2 декада августа) (Malabadi, Van Staden, 2005). Семена подвергались холодовой обработке в течение двух недель, стерилизовались в спиртовом растворе 5% йода. В стерильных условиях зародыши извлекались из мегагаметофитов и переносились на питательную среду. Использовались базовые питательные среды ½ MS, SH и ½LV, дополненные 2,4-Д (1мг/л) и БАП (2мг/л), 30г/л сахарозы, кислотность до автоклавирования приведена к 5,8. Для пролиферации применялись среды с пониженным содержанием сахарозы и БАП, различающиеся по содержанию аскорбиновой кислоты (200 и 500 мг/л). Культивирование осуществлялось в темноте, при 25ºС±1ºС.

Определение химического и элементного состава хвои выполнено в образцах, собранных в конце вегетационного периода (сентябрь) в лесных экосистемах Восточного Саяна – фоновые участки: долины рек Лалетина (территория национального парка «Красноярские Столбы») и р. Б. Кемчуг (окрестности п. Козулька); в долине р. Б. Сынжул (граница с г. Красноярском), верховья р. Калтат (северо-восточная часть парка, 7-8 км от северо-восточной

границы с г. Красноярск, 340-720м над ур. м.) и хр. Кайдынский (756-830м над ур. м.), а также в разновысотных экосистемах Западного Саяна, Кузнецкого Алатау, северо-восточного Алтая. Для анализа элементного состава со здоровых и усыхающих деревьев (не менее 20 экземпляров на ПП) в конце вегетационного периода (сентябрь-октябрь) отбирали по 300 г 1–3-летней хвои. Определение проводилось по схеме: сушка образцов, размол, взятие навески, сжигание (получение золы в муфельной печи при температуре 500-525°С), определение элементов (мг/кг). Хвоя высушивалась без доступа солнца до воздушно-сухого состояния без разделения на возрастные классы, время не лимитировали – от 7 до 12 дней. Образцы хвои для анализа объединялись по категориям состояния: здоровые и усыхающие деревья. Анализ проб проводился в Институте биофизики СО РАН, по сертифицированным методикам (за исключением образцов из Кузнецкого Алатау). Хвоя сжигалась при температуре 500-525°С без разделения на возрастные классы (ГОСТ 26929-94). Образцы хвои перед анализом не отмывали. В хвое определялось содержание фтора (Методика…, 1989), общего азота по методу Кьельдаля (ГОСТ Р 51417-99), серы (Кузнецов др, 1968) и металлов (ГОСТ 30178-96; EPA 200.7). Металлы определяли по Методическим указаниям ЦИНАО (1993), ГОСТ 26927-86, ГОСТ 30692-00 и ПНД Ф 16.1:2.3.3.11-98: Al, Ca и Mg - методом атомно-эмиссионной спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (АЭС-ИСП или ICP OES) на эмиссионном спектрометре iCAP 6300 Duo (Thermo Scientific, Великобритания, 2010 г.), Fe, Mn, Cu, Pb, Zn, Cd, Ni, Co - методом атомно-абсорбционной спектрометрии (ААС) на спектрометре «Квант 2А» (Россия, 2001).

Образцы хвои деревьев Кузнецкого Алатау анализировались в ФГУ “Государственная станция агрохимической службы “Хакасская”. Хвоя сжигалась в муфельной печи при температуре 500-525 °С без разделения на возрастные классы. Определение содержания фтора проводилось в соответствии с «Методическими указаниями по ионометрическому определению фтора в растительной продукции, кормах и комбикормах», разработанными ЦИНАО (ВНИИА, г. Москва, 1995) на иономере И-130;

цинка, меди, свинца, кадмия – на вольтамперометрическом анализаторе ТА-2; серы и мышьяка – фотоколориметрическим методом на фотоколориметре КФК-3-01; ртути – атомно-абсорбционным методом на спектрофотометре “Квант-АФА”. Определение содержания серы проводилось по методическим указаниям (Москва, ФГНУ «Росинформагротех», 2004 г.), ртути – в соответствии с методическими указаниями по определению ртути в пробах пищевого сырья и продуктов (МУК №5178-90, ГОСТ 26927-86), мышьяка – ГОСТ 26930-86, ГОСТ 26929-94, тяжелых металлов (цинк, медь, свинец, кадмий) – в соответствии с указаниями по определению этих веществ в кормах и продукции растениеводства (МУ, 1993). На этих же ПП определено содержание веществ в почве (Сторожев и др., 2008).

Детальный анализ содержания азота и серы по профилю кроны в хвое деревьев с различной степенью усыхания выполняли в лесных экосистемах национального парка «Красноярские Столбы» на модельных деревьях. Образцы хвои собирались в период с 1 по 14 июня 1993г. На свежесрубленных модельных деревьях возраста 170 и 180 лет (протяженность усохшей части варьировала от 0,7-1,0 до 2,8-6,0м) отбиралась хвоя, начиная с расстояния 0,5м от вершины дерева, с интервалом 0,5м в верхних генеративных ярусах и 2,0 м – в вегетативном ярусе. Свежесобранные образцы хвои высушивались в лабораторных условиях, размалывались. Определение содержания веществ (мг/г а.с.в.) проводилось н.с., к.б.н. О. Н. Зубаревой в лаборатории физиологии и биохимии древесных растений Института леса в 1-3-летней хвое генеративных и вегетативного ярусов, хвоя не отмывалась. Содержание серы определялось турбометрическим методом (Маслов, 1978), общего азота – по стандартной методике Кьельдаля после мокрого озоления серной и хлорной кислотами.

Для определения видоспецифичности повреждения пихты сибирской были также проведены исследований микроспорогенезя и качества пыльцы у близкого по экологическим предпочтениям вида – ели сибирской.

Кроме того, частично исследовались и другие виды р. *Picea*, произрастающих в интродуцированных популяциях Дендрария Института леса (г. Красноярск).

Для сравнительных исследований микроспорогенеза и качества пыльцы видов р. *Picea* собирали микростробилы в оптимальных условиях произрастания (долины рр. Еловка и Сухая, Красноярский край), а также интродукционных популяциях (Коллекция – Академгородок, северо-западная окраина г. Красноярска и Дендрарий Института леса – Погорельский стационар), в условиях повышенного уровня загрязнения (юго-западная граница г. Красноярска, национальный парк Красноярские Столбы). Микростробилы фиксировали ежедневно с 26 апреля по 15 мая в спиртово-уксусной смеси (3:1), выдерживали в фиксаторе 1–2 суток, переводили на хранение в 70%-й спирт, окрашивали ацетогематоксилином (Паушева, 1986). Проанализировано 9644 делящихся микроспороцитов, посчитаны количество клеток на разных стадиях мейоза, типы и частота нарушений, размеры ПЗ. Качество пыльцы, как и для *A. sibirica*, тестировалось при проращивании *in vitro* (по 3 повторности/образец). В период пыления собирали микростробилы, в лабораторных условиях они подсушивались, пыльца просеивалась через марлю и проращивалась в чашках Петри (10 % раствор сахарозы). Размеры определяли у сухих пыльцевых зерен (два перпендикулярных диаметра тела, длина и высота воздушных мешков) в мкм.

Кроме того, частично исследовались и другие представители р. *Picea*, (из Северной Америка и др.), произрастающие в интродуцированных популяциях Дендрария Института леса (г. Красноярск).

Весь микроскопический материал просматривался на исследовательских микроскопах Микромед-2 с видеокамерой DCM-510, программа ScopePhoto(x64) для обработки и анализа изображений.

Статистическую обработку данных проводили по общепринятым методикам (Лакин, 1990) с использованием пакетов программ Statistica 6.0 и Microsoft Excell-2013. Использовались также компонентный (метод PCA),

корреляционный, дисперсионный и регрессионный анализы, достоверность различий определялась по критериям Стьюдента, Фишера, дисперсии (F, Z-тест).

ГЛАВА 3 СОСТОЯНИЕ ТЕМНОХВОЙНЫХ ДРЕВОСТОЕВ

Развитие органов половой репродукции древесных растений рассматривается, как правило, без учета морфогенеза несущих их побегов и крон, состояния деревьев. Однако реализация генетической программы заложения и развития генеративных органов растений определяется функционированием спорофита. Подавление (под воздействием комплекса факторов и условий среды) фотосинтетической деятельности спорофита приводит к нарушениям процессов развития, что отражается и на урожае.

Нарушение гомеостаза деревьев пихты сибирской в лесных экосистемах гор Южной Сибири привлекло внимание в 1970-х гг. XX столетия. В последние два десятилетия наблюдаются катастрофические повреждения и гибель темнохвойных (пихтовых) древостоев вследствие инвазии уссурийского полиграфа (*P. proximus*) и эпифитотий грибных заболеваний *(Durandiella sibirica* Chabounine) (Керчев, 2014, Алексеев, Шабунин, 2000, Debkov et al., 2020). Масштабные поражения биотическими агентами стали возможными, очевидно, вследствие многолетнего ослабления деревьев первичными стресс-факторами различной этиологии. Оценка лесных биоценозов по методике В. А. Алексеева (1989), выполненная до инвазии и вспышки распространения уссурийского полиграфа (1995-2017гг.), показала, что жизненное состояние древостоев (индекс ЖС) в лесных экосистемах различных частей гор Южной Сибири изменялось в зависимости от абсолютной высоты произрастания и экспозиции склонов: от здоровых, ненарушенных (низкогорные и некоторые высокогорные, субальпийские) до сильно нарушенных (среднегорье Западного Саяна, Кузнецкого Алатау).

3.1 Динамика повреждения и закономерности пространственного распределения усыхающих горных древостоев до инвазии *Polygraphus proximus* Blandford, 1991-2017 гг.

До инвазии полиграфа усыхание пихты наблюдалось в различных типах леса, высотные границы зон повреждения несколько варьировали в разных частях гор Южной Сибири (рисунок 3.1). Деревья *P. sibirica*, как и встречающиеся в отдельных биоценозах деревья *L. sibirica* и *P. sylvestris*, как правило, не имели признаков повреждения (за исключением некоторых биоценозов Кузнецкого Алатау). Анализ модельных деревьев пихты сибирской показал, что усыхание в горах Южной Сибири происходит неравномерно. Ретроспективные исследования крон модельных деревьев (по морфологии и линейным приростам) показали, что повреждение пихты сибирской началось в восточной части ареала: в горных экосистемах хр. Хамар-Дабан деревья начали усыхать в 1960–1961 гг., массовые повреждения зафиксированы в 1971–1973 и 1981–1983 гг. В горах Западного Саяна усыхание началось несколько позже – волны отмечены в 1978-1982, 1989, 1994-1996 и 1999гг. В среднегорье Восточного Саяна на усыхание деревьев обратили внимание только в начале 1990-х гг.; анализ морфоструктуры крон показал, что у отдельных деревьев повреждения фиксируются с 1973–1974, 1978, 1982-1985, 1991–1993, 1998–1999гг. Начало усыхания в лесных экосистемах западной части гор Южной Сибири (Кузнецкий Алатау) датируется значительно позже – с 1991 и 1999 гг., в горных экосистемах Северо-Восточного Алтая – только с 2003–2004 гг.

Таким образом, до катастрофической гибели древостоев вследствие инвазии *P. proximus* в горах Южной Сибири можно выделить отдельные критические периоды массового усыхания пихты сибирской, когда повреждение деревьев по характерному для данного вида «подверхушечному» типу наблюдалось одновременно во всех или в нескольких горных системах – в 1973, 1978, 1982–1983 и 1998–1999 гг.



а б

Рисунок 3.1 - Усыхающие пихтовые древостои: а – среднегорье хр. Западный Саян, 2006г.; б – верхний лесной пояс хр. Хамар-Дабан, 1100-1200 м над ур. м., 1995г.

Исследования показали, что пространственное распределение усыхающих древостоев до инвазии *P. proximus* Blandford имело специфические особенности. Состояние деревьев пихты сибирской в темнохвойных древостоях изменялось в зависимости от места произрастания – географического расположения, абсолютной высоты и экспозиции склонов, уровня загрязнения среды – от здоровых, ненарушенных (низкогорные и часть высокогорных) до сильно нарушенных (среднегорье) (таблица 3.1).

Таблица 3.1 - Жизненное состояние темнохвойных древостоев до инвазии *P. proximus* Blandford (1991-2017 гг.)

Высота над ур. м., м	Экспозиция склона	Индекс L_n	Категория жизненного состояния
1	2	3	4
Хр. Хамар-Дабан			
450	побережье оз. Байкал	0,91	ненарушенный
500	побережье оз. Байкал, долина	0,92	ненарушенный
550	побережье оз. Байкал, долина	0,91	ненарушенный
450	побережье оз. Байкал, долина	0,86	ненарушенный
1100	юго-западный, подветренный	0,64	поврежденный
1190	северо-западный наветренный	0,55	поврежденный
отроги Восточного Саяна, в т.ч. хр. Кайдынский			
480-520,	долина р. Лалетина	0,95(0,55)*	ненарушенный
440-480,	долина р. Сынжул	0,70(0,40)*	поврежденный
300	долина р. Мана	0,95	ненарушенный
640-730	верховья р. Калтат, юго- и северо-западные склоны	0,86-0,99	ненарушенный

продолжение таблицы 3.1

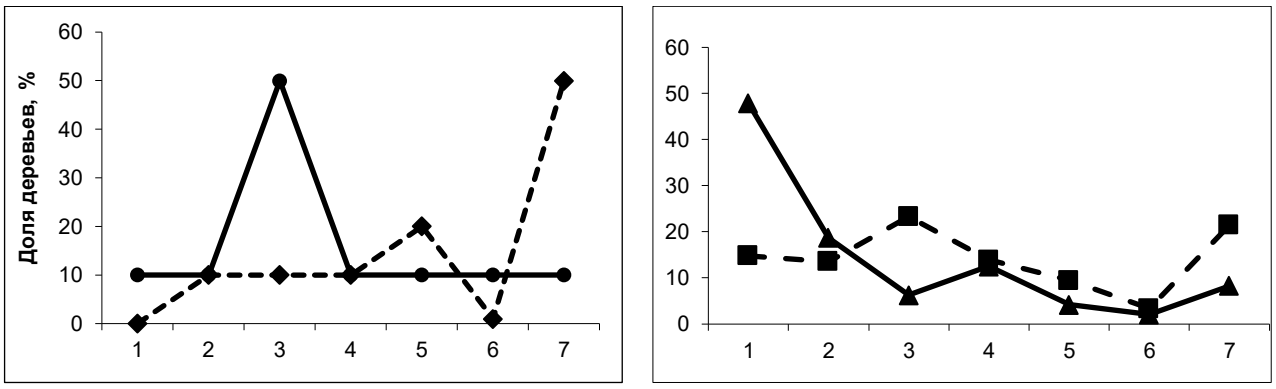
820-830	Джебкинский перевал	0,98	ненарушенный
748	юго-восточный склон	0,68	поврежденный
756	северо-восточный склон	0,58	поврежденный
433	юго-западный склон	0,93	ненарушенный
270-300	долина руч. Б. Индей	0,99	ненарушенный
Енисейский кряж			
350-400	среднегорье, долина ручья	0,94	ненарушенный
Западный Саян			
595	северный макросклон	0,94	ненарушенный
349	Китаева гора (п.Танзыбей)	0,97	ненарушенный
500	р. Багазюль, долина	0,93	ненарушенный
600	верховья р. Белая	0,92	ненарушенный
650	р. Буйба	0,81	начальное повреждение
700	северный макросклон	0,81	начальное повреждение
800	северный макросклон	0,36	сильно поврежденный
1420	северный макросклон	0,55	поврежденный
1420	северный макросклон	0,60	поврежденный
1400	северный макросклон	0,52	поврежденный
1420	северный макросклон	0,72	поврежденный
1150	южный макросклон	0,80	ненарушенный
1500	южный макросклон	0,82	ненарушенный
Кузнецкий Алатау			
567	северо-восточный, подветренный	0,58	поврежденный
713	северо-восточный, подветренный	0,92	ненарушенный
765	северо-западный наветренный	0,59	поврежденный

продолжение таблицы 3.1

1	2	3	4
768	юго-восточный подветренный	0,79	поврежденный
799	юго-западный, наветренный	0,72	поврежденный
850	северо-восточный, наветренный	0,46	сильно поврежденный
920	северо-западный	0,66	поврежденный
1000	северо-западный наветренны	0,50	поврежденный
1248	юго-западный наветренный	0,72	поврежденный
Северо-восточный Алтай			
437	долина р Бия	0,94	ненарушенный
455	долина р. Кыга	0,92	ненарушенный
472	долина р. Кыга	0,93	ненарушенный
542	долина р. Баяс	0,90	ненарушенный
770	долина р. Баяс	0,71	поврежденный
1000-1100	юго-западный склон	0,72	поврежденный
1100	северо-восточный склон	0,74	поврежденный
1800-2000	северо-восточный склон	0,98	ненарушенный
1800-2000	юго-восточный склон	0,94	ненарушенный
1900	юго-западный склон	0,72	поврежденный
1914	южный склон	0,89	ненарушенный

Во всех горных системах наиболее значительные повреждения отмечались в среднегорье (680–920 м над ур. м.), максимальные – на западном макросклоне Западного Саяна (хр. Ойский, 800–850 м над ур. м.) и северо-западных склонах Кузнецкого Алатау (индексы ЖС – 0,36–0,46). Интересно отметить, что близ г. Красноярска (хр. Кайдынский) на высотах 748–756 м над ур. м. и выше преобладают поврежденные деревья пихты (ЖС 0,58–0,68), тогда как в го1рах Восточного Саяна на этом высотном уровне (Джебский перевал, 820–830м над ур. м.) деревья не имеют признаков повреждения.

Анализ усыхающих деревьев по ступеням толщины (отроги Восточного Саяна) показал, что в оптимальных условиях произрастания (долина р. Лалетина, пихтарник разнотравный) в большей степени усыхают деревья с диаметром более 35 см, очевидно, вследствие естественного старения, тогда как на границе с городом (долина р. Б. Сынжул, пихтарник крупнотравный) – с диаметром 16–20 см, т.е. наиболее продуктивные средневозрастные (рисунок 3.2). Усыхание деревьев, как правило, сопровождается поражением ржавчинным раком (рисунок 3.3).



а б

Рисунок 3.2 - Распределение усыхающих деревьев по ступеням толщины (1: 8..12, 2: 12..16… 7: 32-36 см), Восточный Саян, %: а - долины рек Б.Сынжул, 440-480 м. над ур.м. (●) и Лалетина, 450-530 м над ур.м. (♦); б - верховья р. Калтат: юго-западный, 640-680 м над ур.м. (▲) и северо-западный, 680-720 м над ур.м. (■) склоны



Рисунок 3.3 - Регрессия между усыхающими (ось Y) и пораженными раком (ось Y) деревьями пихты сибирской, Восточный Саян, среднегорье, r=0,9, p≥0,05.

В непосредственной близости от действующего нефелинового рудника (Кузнецкий Алатау, окрестности г. Белогорска) значительно повреждаются также и деревья кедра сибирского: у подавляющего большинства из них осталось лишь несколько живых ветвей в верхней части кроны, у деревьев пихты здесь усохла большая часть кроны.

В высокогорье деревья пихты также усыхают, за исключением некоторых субальпийских древостоев на верхней границе леса. Индекс ЖС высокогорных древостоев северо-восточного Алтая (1900 м над у. м.), хр. Хамар-Дабан (1100-1190 м над ур. м.), а также Кузнецкого Алатау (1000-1248 м над ур. м.) снижается до 0,50–0,72. Здоровые древостои в высокогорье отмечены нами на южном макросклоне Западного Саяна (хр. Ойский, 1150-1500 м над ур. м.)-и на склонах восточных и южных экспозиций хребтов Алтая (1800–2000 м над у.м.). Необходимо отметить, что в горах северо-восточного Алтая и Кузнецкого Алатау усыхание носит выраженный очаговый характер – на Алтае очаги усыхания отмечены в диапазоне высот 770–1900 м над ур. м. на склонах как юго-западных, так и северо-восточных экспозиций. В горах Кузнецкого Алатау усыхающие древостои локализуются на высотах от 440 до 1248 м над ур. м. на склонах юго-западных и северо-восточных экспозиций и в закрытых горными хребтами котловинах, ослабленные – в более открытых верхних частях гор и продуваемых ветрами частях региона.

Таким образом, анализ пространственного распределения усыхающих темнохвойных древостоев в горах Южной Сибири показал, что максимальные

повреждения отмечены на высотах 800–850 м над ур. м., зона массового усыхания практически совпадала с границами избыточно влажного ВПК (Поликарпов и др., 1986). Повреждаются влажные крупнотравные, зеленомошные, вейниково-мшистые, разнотравные, папоротниковые, злаково-папоротниковые, кустарничковые подгольцовые субальпийские типы леса достаточно и избыточно влажных районов (Приложение А).

3.2. Особенности современного повреждения древостоев

Исследования, проведенные в пригородных экосистемах Восточного Саяна в 2018–2019гг., показали, что в последнее десятилетие (период инвазии дальневосточного полиграфа- *P. proximus*) жизненное состояние низко- и среднегорных древостоев резко ухудшилось – сразу на несколько категорий. В низкогорье северо-восточной части национального парка «Столбы» – с ненарушенных до сильно ослабленных и полностью разрушенных (индекс ЖС – 0,09–0,40). Лишь в долине р. Лалетина (530 м над ур. м.) древостои из категории здоровых (ненарушенных, индекс ЖС = 0,95) перешли в категорию ослабленных (индекс ЖС – 0,55). Оценка фитосанитарного состояния на семи ПП, проведенная здесь в 2019 г. по средневзвешенному индексу (Методические..., 2006), показала, что несмотря на относительно небольшие диаметры деревьев (в среднем – 20-28см), до 32,9-85,4% из них относятся к IV–VI категориям (отпад) (таблицы 3.2–3.3), а древостои – к сильно ослабленным и усыхающим.

Таблица 3.2 - Фитосанитарное состояние древостоев, «Столбы»

Высота над ур. м., м	Ржавчинный рак, %	Стволовые гнили, %
520	60	2,5
640	44,5	2
680	23	1
500	17,2	15
440	26	1
720	24,5	11

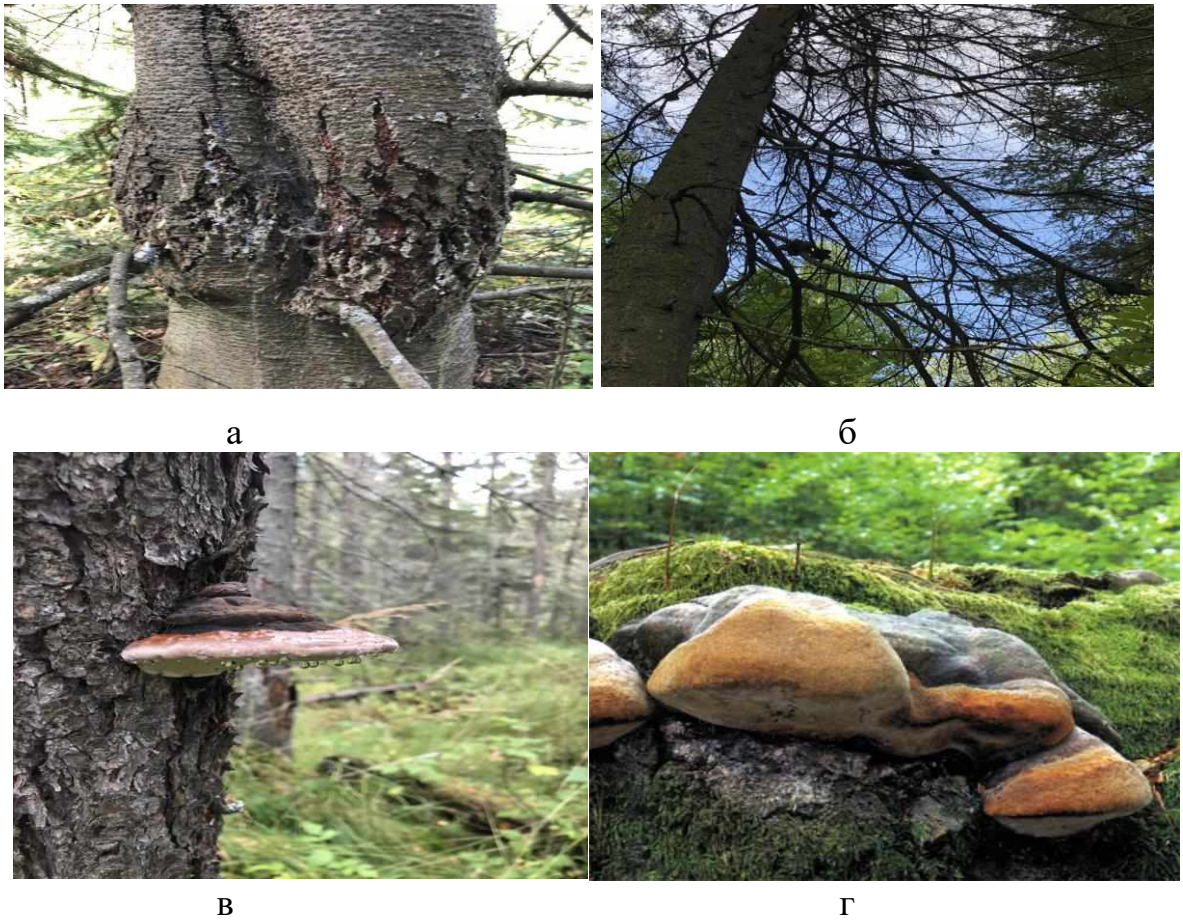
Немаловажную роль в отпаде деревьев сыграли поражения грибными заболеваниями – ржавчинным раком и дереворазрушающими грибами (*Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst, *Phellinus hartigii* (Allesch. et Schnabl) Pat.) (рисунок 3.4). Раком чаще поражаются деревья старше 100-120 лет, заболевание более распространено в низкополнотных древостоях. Между количеством усыхающих деревьев и деревьев, пораженных ржавчинным раком, установлена тесная связь (коэффициент корреляции – 0,9). Очевидно, ослабление резистентности деревьев вследствие воздействия различных неблагоприятных факторов приводит к ослаблению и поражению их болезнями, что, в свою очередь, снижает устойчивость к воздействиям различных стрессовых факторов и способствует усыханию.

Таблица 3.3 – Показатели санитарного состояния древостоев

№ пп	Распределение деревьев по категориям состояния, %						Отпад		Диаметр, см		Кср	Состояние древостоя
							общий	текущий	всего древостоя	в части отпада		
	I	II	III	IV	V	VI						
1	14,8	46,6	5,7	-	21,9	11,0	32,9	21,9	28	27	2,9	сильно ослабленный
2	-	24,2	-	5,7	46,6	23,5	75,8	52,3	26	27	4,2	усыхающий
3	5,6	47,7	-	8,7	21,2	16,8	46,7	29,9	20	27	3,3	сильно ослабленный
4	0,6	14,0	-	6,0	29,1	50,3	85,4	35,1	27	28	4,5	усыхающий
5	11,6	28,0	0,4	23,3	13,8	22,9	60,0	37,1	24	27	3,5	сильно ослабленный
6	23,3	25,4	-	7,7	26,8	16,8	51,3	34,5	21	26	3,2	сильно ослабленный
7	20,7	1,4	-	-	26,6	51,3	77,9	26,6	22	26	4,1	усыхающий

Гибель значительной части древостоев, вызванная инвазией дальневосточного полиграфа, несомненно, в ближайшее время вызовет активизацию сукцессионных процессов в темнохвойных лесах гор Южной Сибири. При этом характер лесовозобновительных процессов будет определяться не только

биоценотическими взаимодействиями, но и, прежде всего, наличием достаточного количества жизнеспособного подроста и банка семян.



а б в г

Рисунок 3.4 - Повреждения пихты сибирской (Восточный Саян): раковые опухоли на стволе и ветвях пихты (а, б), трутовики окаймленный (в) и Гартига (г).

3.3. Обсуждение результатов исследований

Виды рода *Abies* являются своеобразными индикаторами нарушения состояния горных лесных экосистем. Пихтовые леса усыхают на территории ряда европейских стран, США, Канады, в Восточных Гималаях, в Сибири, на Дальнем Востоке России (Wiedemann, 1927, Horteis, Schmidt, 1986, Воронин, 1989, Forest decline, 1989, 1995, Манько, Гладкова, 1995, 1999, Бажина, Третьякова, 2001). В Сибири наиболее масштабные повреждения отмечаются в горных экосистемах Саян и Кузнецкого Алатау. Снижение устойчивости и усыхание темнохвойных древостоев здесь долгое время наблюдалось в основном на высотах более 700-900 (до 1200) м над ур. м., несмотря на

оптимальные для вида лесорастительные условия (Поликарпов и др., 1986). Значительные повреждения низкогорных древостоев здесь отмечаются только в последние годы в связи с инвазией (повреждением уссурийским полиграфом).

Массовые повреждения деревьев пихты (до инвазии) в горных системах Сибири начались с юго-восточного побережья оз. Байкал (хр. Хамар-Дабан, 1960-е гг. XX столетия); анализ модельных деревьев показывает, что в экосистемах Западного и Восточного Саян усыхание отдельных деревьев началось в 1970-х гг., хотя визуальные повреждения зафиксированы намного позже. Усыхание темнохвойных экосистем хр. Хамар-Дабан первоначально связывали с индустриальным загрязнением атмосферы (Поликарпов и др., 1986, Воронин, 1989, Павлов, 1995, Карбаинов, 1993, Галазий, Моложников, 1982, Бажина, 1997). Степень загрязнения южной части котловины оз. Байкал, определенная по содержанию микроэлементов в снеге, в пять раз выше, чем в средней части и в 1.5-2 раза выше, чем в северной (Чебаненко, 1988).

Глобальный характер усыхания деревьев пихты (практически во всех частях гор Южной Сибири) и отсутствие в непосредственной близости от горных территорий крупных источников загрязнения (Западный Саян, хр. Хамар-Дабан после закрытия Байкальского ЦБК, северо-восточный Алтай) натолкнули исследователей на поиски природных триггерных факторов. Анализ публикаций последних лет приводит к выводу, что за исключением очевидных локальных и часто вторичных причин (инвазии энтомовредителей и патогенных грибов) триггерные факторы масштабного усыхания темнохвойных лесов Сибири до настоящего времени достоверно не установлены. Обоснование в качестве основной причины усыхания пихты (и кедра сибирского) в горах Южной Сибири атмосферной засухи (Kharuk et al., 2017, 2020, Petrov, 2019) нам представляется весьма сомнительным. Авторы основываются на положительных корреляциях уменьшения ширины древесного кольца с водным стрессом, выраженным показателем SPEI (стандартизированный индекс осадков и эвапотранспирации основанный на двухмерном распределении) (Vicente-Serrano et al., 2013). Наряду с количеством осадков, индекс учитывает значения

эватранспирации; однако он не является экологической характеристикой ареалов различных категорий растительности; с вероятностной точки зрения аналогичен стандартизованному индексу осадков (SPI), который базируется на использовании временных рядов месячных сумм осадков.

По мнению специалистов, работающих в области лесной климатологии (Н. М. Чебакова, Е. И. Парфенова), для оценки ареалов темнохвойных видов корректнее использовать годовой индекс увлажнения AMI, который является показателем соотношения тепла и влаги и характеризует отношение годового количества осадков к годовой величине испаряемости для данного ландшафта (Tchebakova et al., 2009). Усыхающие темнохвойные древостои приурочены, в основном, к северным наветренным макросклонам (хр. Кулумыс, Ойский – Западный Саян, хр. Кайдынский – Восточный Саян) и верхним частям гор (хр. Хамар-Дабан, Кузнецкий Алатау). По условиям увлажнения средне- и высокогорные пояса наветренных склонов хребтов относятся к достаточно и избыточно влажным (Поликарпов и др., 1986, Tchebakova et al., 2009). Нижний предел ареала темнохвойных древостоев в горах Южной Сибири определяется годовым индексом увлажнения (AMI), равным 2,25. Анализ динамики AMI по данным метеостанций, расположенных на высотах, где отмечается усыхание кедрово-пихтовых древостоев, показал, что, несмотря на значительные межгодовые флуктуации, за последние 60 лет он никогда не достигал значений, критических для существования пихты сибирской (≤ 2,25). Можно констатировать, что в горах Южной Сибири не отмечалось устойчивой тенденции к аридизации, а одно-двухлетние флуктуации увлажнения не могли бы стать причиной массового усыхания деревьев (Бажина и др., 2020). Напротив, многовариантость онтогенеза деревьев (стланиковые формы деревьев, укоренение скелетных ветвей и пр.)–свидетельствуют о высокой приспособленности вида к данным лесорастительным условиям.

Представители р. *Abies* крайне чувствительны к условиям увлажнения. Широкомасштабное усыхание пихтовых лесов в Восточных Гималаях, на Дальнем Востоке России связывают с воздействием атмосферной засухи

(Манько, Гладкова, 1995, Donaubauer, 1993). Однако мы придерживаемся той точки зрения, что усыхание вызвано комплексом факторов и роль отдельных из них может меняться со временем в зависимости от локальных условий (Fernandez, 1986, Бажина, Третьякова, 2001). Так, например, вполне возможно, что феномен снижения индекса жизненного состояния древостоев Северо-Восточного Алтая на подветренных склонах восточных экспозиций вполне может быть вызван дефицитом влаги вследствие высокой (до 150 дн/год) повторяемости «фенов» на Телецком озере и, как следствие, ощутимого снижения влагообеспеченности, что может оказаться предрасполагающим к усыханию пихты сибирской, крайне требовательной к условиям увлажнения, фактором (Бажина, 2017). Однако это требует дальнейших исследований.

Жизненное состояние темнохвойных горных лесных древостоев в различных биогеографических районах гор Южной Сибири варьирует в зависимости от высоты произрастания и экспозиции макросклонов; максимальные повреждения наблюдаются в достаточно влажной полосе 700–1500 м над ур. м. В жестких условиях среднегорий и верхних поясов леса, особенно, на влажных склонах северных и западных экспозиций, состояние деревьев ухудшается более интенсивно. Характер распределения усыхающих древостоев (преимущественно избыточно влажные горные районы) свидетельствует не в пользу климатогенной гипотезы усыхания темнохвойных лесов, т.к. эти пояса гор Южной Сибири характеризуются благоприятным для пихты сибирской балансом тепла и влаги (Поликарпов и др., 1986).

В связи с возрастающими антропогенными воздействиями роль глобального триггера усыхания отводят также и загрязнению атмосферы (Воронин, 1989, Бажина, 1997, 2017, Ушакова и др., 2004, Бажина и др., 2013). Техногенное загрязнение рассматривается в качестве основного фактора, вызывающего усыхание лесов в индустриально развитых районах (Лесные экосистемы…, 1990, Forest decline, 1989, 1995, Genetics..., 1987, Lyanguzova, Efimova, 2005). Анализ климатических особенностей горных систем Южной Сибири позволил Н. П. Поликарпову с соавторами еще в 1986 г. дать прогноз динамики повреждения лесов Сибири: в связи с особенностями переноса

воздушных масс и перехвата осадков горами следует ожидать концентрированного осаждения техногенных выбросов, содержащихся в осадках, в верхних частях горных систем избыточно влажных районов. Наибольшая опасность повреждения создается в Кузнецком Алатау, в горно-таежных пихтовых и пихтово-кедровых лесах, прилегающих с востока и юго-востока к Минусинской котловине (северо-восточные отроги Западного Саяна и западные – Восточного Саяна) в высотной полосе 800–1200 м над ур. м. Этот прогноз блестяще подтвердился в конце XX столетия, когда усыхание пихтовых лесов охватило огромные площади – более 250 тыс. га в лесах хр. Хамар-Дабан, более 450 тыс. га в горах Кузнецкого Алатау и Горной Шории (Настоящее…, 1994, Ковалев, 1998, Барталев, 2004). Повышение уровня загрязнения отмечено и при исследованиях в лесных экосистемах Восточного и Западного Саян (Коловский, Бучельников, 2001, Otnyukova, 2007).

Выводы

1. Состояние темнохвойных горных лесных древостоев Сибири в различных биогеографических районах варьирует в зависимости от высоты произрастания и экспозиции склонов. Большая часть низкогорных, и высокогорные, субальпийские древостои Восточного Саяна, северо-восточного Алтая характеризовались как здоровые, устойчивые. Снижение индекса жизненного состояния древостоев наблюдалось в среднегорье северного макросклона Западного Саяна, пригородных экосистемах Восточного Саяна (700-900 м над у. м.), восточных и западных склонах Кузнецкого Алатау, в верхнем лесном поясе хр. Хамар-Дабана и северо-восточного Алтая (1000-1900 м над у. м.), где условия по соотношению тепло/влага оптимальны для вида.

2. Нарушенные низкогорные древостои отмечались только в непосредственной близости от промышленных центров – г. Красноярск, г.Белогорск.

3. Инвазия дальневосточного полиграфа привела к резкому ухудшению фитосанитарного состояния древостоев, прежде всего в низко- и среднегорье. Гибель значительной части деревьев может вызвать в ближайшее время активизацию сукцессионных процессов в темнохвойных горных древостоях Сибири.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ КРОНЫ ПИХТЫ В ГОРНЫХ ДРЕВОСТОЯХ

Для того, чтобы познать индивидуальное развитие целостного организма растения, необходимо знать развитие каждого модуля от рождения до его смерти...

М. Бигон

Хвойные, как и все растения, представляют собой модульные организмы. В большинстве случаев более развитый, мощный побег (крона) обеспечивает лучшее питание и нормальное прохождение репродуктивных процессов. Высокорослые растения с мощными побегами–характеризуются усиленным обменом веществ и более высоким содержанием минеральных элементов и питательных веществ, необходимых для развития и функционирования генеративных органов (Fober, Giertych, 1971). В частности, показано, что абортивность генеративных почек у недостаточно развитых (морфологически) деревьев пихты достигает 100% (Некрасова, Рябинков, 1978). Анализ особенностей половой репродукции пихты сибирской логично начать с выявления закономерностей строения и особенностей функционирования кроны у деревьев в различных условиях произрастания.

4.1. Морфоструктура кроны деревьев пихты сибирской

Строение кроны пихты сибирской в горных лесах Южной Сибири весьма консервативно, онтогенез проходит аналогично описанному ранее Ю. Д. Нухимовской (1971) в условиях Подмосковья. За исключением субальпийских биоценозов (верхняя граница леса хр. Хамар-Дабан, Западного Саяна, северо-восточного Алтая, выше 1500 и 2000 м над ур. м.), пихта представлена древесной формой; высота взрослых деревьев в низко- и среднегорных районах (300–900м над ур. м.) варьирует от 10 до 38 м (рисунок 4.1а). Крона деревьев во всех условиях произрастания – узкопирамидальная с четким разделением на генеративные ярусы, расстояние до первой живой ветви у разных деревьев составляет 1,5–5,0м. В равнинных, низко- и среднегорных древостоях крона

более широкая – за счет более длинных (2,5–4,0м) «скелетных» ветвей. В высокогорье (1000–2000 м над ур. м. на разных хребтах) высота деревьев уменьшается до 7–16м, крона узкая, низко опущенная – до первой живой ветви, как правило, не более 10–50 см, длина скелетных ветвей не превышает 90–110см. В субальпийских редколесьях (верхняя граница леса) высота взрослых деревьев не превышает 1,7–3,0 м (рисунок 4.1б).



а **б**

Рисунок 4.1 - Морфология деревьев пихты: а – типичные низко- и среднегорные деревья; б – высокогорная субальпийская форма.

Специфической особенностью пихты сибирской является ярусность кроны по типам половых побегов: верхний ярус занимают побеги, несущие мегастробилы («женский» генеративный ярус), ниже – побеги, несущие только микростробилы («мужской» генеративный ярус), нижняя часть кроны представлена вегетативными побегами, выполняющими исключительно фотосинтетические функции. Переход от «женского» генеративного к «мужскому» генеративному ярусу достаточно резкий – одновременно мега- и

микростробилы могут развиваться (наблюдается достаточно редко) на 1–2 мутовках «переходного» яруса.

4.2. Ярусность кроны

Генеративные структуры разного пола в кроне пихты сибирской расположены в соответствии с определенными закономерностями. Во всех условиях произрастания у здоровых деревьев сохраняется плагиотропное направление роста ветвей, отходящих от ствола («скелетных»), а также специфика локализации генеративных органов на побеге (дорсивентральность) и в кроне (ярусность). Мегастробилы формируются в верхней части кроны строго в тканях верхней стороны побега, микростробилы – ниже, в подверхушечной части кроны в тканях нижней стороны. Таким образом, в архитектуре (плагиотропизм, диагеотропизм ветвей) и морфоструктуре кроны (дорсивентральность тканей и органов побегов, локализация репродуктивных органов в кроне дерева и на побеге, физиологические процессы) отчетливо проявляется влияние фактора земного притяжения (вектора гравитации). Утраты генеративной ярусности не наблюдается даже в экстремальных условиях высокогорья (в разных частях гор Южной Сибири – 1500-2000 м над ур. м.), где высота деревьев не превышает 1,8-3,5 м (рисунок 4.1б). Разделение кроны по генеративным ярусам наблюдается и у некоторых других видов хвойных (Некрасова, 1960). Однако у пихты сибирской переход между верхним «женским» и «мужским» ярусами достаточно резкий – одновременное развитие генеративных почек разного пола наблюдалось на одной, максимум – двух мутовках переходного яруса (не более 0,47 см по оси ствола). На наш взгляд, выделение верхней вегетативной зоны в кроне пихты (Нухимовская, 1971) не совсем правильно – у всех проанализированных нами деревьев собственно вегетативным являлся только верхний ортотропный побег; уже на межмутовочных побегах, расположенных на нем, так же, как и на первой мутовке от вершины дерева (текущего года), закладываются женские генеративные почки, которые развиваются в шишки. При такой локализации почек резкие различия в метаболизме, в том числе и трендах распределения

веществ и, прежде всего, гормонов, определяющих «пол», сомнительны; правомерность выделения верхней вегетативной зоны у пихты сибирской требует дальнейших исследований.

По мере взросления деревьев наблюдается увеличение высоты, диаметра, и относительной протяженности кроны (r=0,3-0,9, $p \leq 0,05$); в зависимости от возраста дерева наблюдались различия по линейному приросту в высоту. До вступления в генеративную фазу показатель варьировал от 9,3 до 46,4 см/год у разных деревьев, в начале генеративного периода (формирование женских шишек) – 4,5–35,8 см/год. Начиная с 90 и более лет увеличивается относительная протяженность «мужского» яруса, а «женского» и вегетативного ярусов, напротив, уменьшается (r= -0,1 -0,9). Число межмутовочных ветвей на единицу длины ствола при этом уменьшается. Закономерности ярусности кроны сохраняются и в экстремальных условиях высокогорья (субальпийские биоценозы). Несмотря на значительное уменьшение размеров деревьев (высоты и диаметра), низкую полноту древостоев, женские шишки развиваются исключительно на нескольких верхних мутовках, нижняя часть кроны деревьев представлена вегетативным ярусом. Таким образом, ярусность кроны у пихты сибирской является видоспецифичным, достаточно жестко генетически закрепленным признаком, который сохраняется и в экстремальных условиях. За период многолетних исследований реверсий пола в кроне / на побеге деревьев нами не наблюдалось.

4.3. Особенности повреждения деревьев пихты сибирской

Протяженность ярусов по оси ствола у модельных деревьев в разных условиях различалась значительно: «женского» генеративного – от 0,2 до 4,65 м (от 2,7 до 25,8% от общей протяженности кроны), «мужского» генеративного – от 0,1 до 15,3 м (1,3-80,2% от общей протяженности кроны), вегетативного – от 17,0 до 22,8 м (15,7-97,0%–от общей протяженности кроны). Ретроспективный анализ показал, что «переходный» ярус (от «женского» к «мужскому» генеративному) ограничен по оси ствола – протяженность зоны, где на побегах предыдущих лет еще сохраняются остатки стержней мегастробилов, а на текущих приростах развиваются микростробилы, составляла у разных деревьев

от 0,1 до 3,3 м (до 19,8% от общей протяженности кроны), однако одновременное развитие мега- и микростробил наблюдалось лишь на 1–2 мутовках. Анализ морфоструктуры крон показал, что усыхание деревьев (за исключением некоторых биоценозов северо-восточного Алтая и Кузнецкого Алатау) проходит по характерному для данного вида «подверхушечному» типу – зона усыхания, где наблюдаются депрессия роста, хлорозы и некрозы хвои, уменьшение длины хвои и усыхание побегов локализуется, как правило, на расстоянии 0,3–2,5м от вершины, на границе перехода «женского» генеративного яруса в «мужской» (рисунок 4.2). Здесь усыхают побеги и все их производные: хвоя, почки, микростробилы, возникает четко выраженная зона усыхания (т.н. «ошейник»), приуроченная к верхней границе «мужского» яруса, далее усыхание охватывает «мужской» генеративный и вегетативный ярусы (вниз по стволу). Усыхают деревья 90 лет и старше (начало «мужской сексуализации»), в горах Алтая – с 60 лет. Такой тип повреждения впервые описан нами в высокогорье хр. Хамар-Дабан.

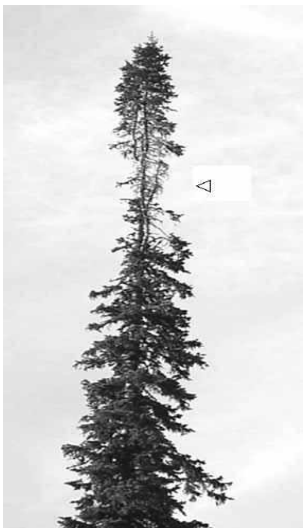


Рисунок 4.2 - Начальная стадия усыхания пихты сибирской (стрелка)

Протяженность усохшей части может достигать до 85,3% от протяженности кроны деревьев. При этом верхняя часть кроны («женский» генеративный ярус), как и нижний вегетативный, функционируют десятки лет после начала усыхания (новые приросты и почки не повреждаются). У усыхающих деревьев сохраняются дорзовентральность и ярусность кроны по

типам побегов. Анализ модельных деревьев выявил зависимости между протяженностью генеративных ярусов по оси ствола и высотой/возрастом (таблица 4.3, рисунок 4.3). По мере взросления деревьев наблюдается увеличение высоты, диаметра и относительной протяженности кроны и мужского яруса (r=0,3-0,9). Тесно связаны такие характеристики деревьев как высота и диаметр (r=0,73), диаметр и протяженность кроны (r=0,14), а также отдельных ярусов: «женского» генеративного – r = 0,26, «мужского» генеративного – r = 0,23, вегетативного – r = -0,31 ($p \leq 0,05$). Регрессионный анализ морфологических параметров модельных деревьев показал, что степень усыхания дерева слабо положительно связана только с возрастом (рисунок 4.4); корреляции протяженности усохшей части с высотой, диаметром дерева и протяженностью кроны недостоверны.

В отрогах Восточного Саяна обнаружены деревья, у которых усохла вершина (0,37–0,60 м), затем следуют 2–3 живые мутовки «женского» генеративного яруса (протяженностью по оси ствола – до 0,6 м), после чего идет основная усохшая часть кроны (протяженностью до 3,3 м), охватывающая «мужской» генеративный ярус и верхнюю часть вегетативного. У таких деревьев переходная зона от «женского» к «мужскому» генеративному ярусу, а часто и «мужской» генеративный ярус усохли полностью; нижняя часть живых ветвей кроны представлена вегетативными побегами. Мы полагаем, что так выглядит промежуточная стадия перед полным усыханием вершины дерева. Возможно, что при значительном ослаблении дерева процессы усыхания развиваются одновременно и в подверхушечной, и в апикальной части по классическому для хвойных типу (усыхание вершины).

В отрогах Восточного Саяна обнаружены деревья, у которых усохла вершина (0,37–0,60 м), затем следуют 2–3 живые мутовки «женского» генеративного яруса (протяженностью по оси ствола – до 0,6 м), далее вниз по стволу идет основная усохшая часть кроны (протяженностью до 3,3 м).

Таблица 4.3 - Корреляции морфологических показателей кроны модельных деревьев

Показатель		Высота, м	Диаметр на 1.3м, см	Протяженность кроны, м	Относительная протяженность ярусов, %			
					женского	мужского	обоеполого	вегетативного
Возраст, лет		**0,4**	0,2	**0,4**	0,1	0,1	0,2	0,02
Высота, м		1	**0,6**	**0,9**	-0,04	0,2	**0,3**	0,04
Диаметр, см			1	**0,5**	0,1	0,1	0,2	-0,01
Протяженность кроны, м				1	0,1	0,1	**0,3**	0,1
Относительная протяженность	женского				1	0,1	**0,4**	**-0,3**
	мужского					1	0,2	**-0,9**
	обоеполого яруса						1	0,03

Примечание – жирный шрифт - коэффициенты достоверны при $p \leq 0,05$.

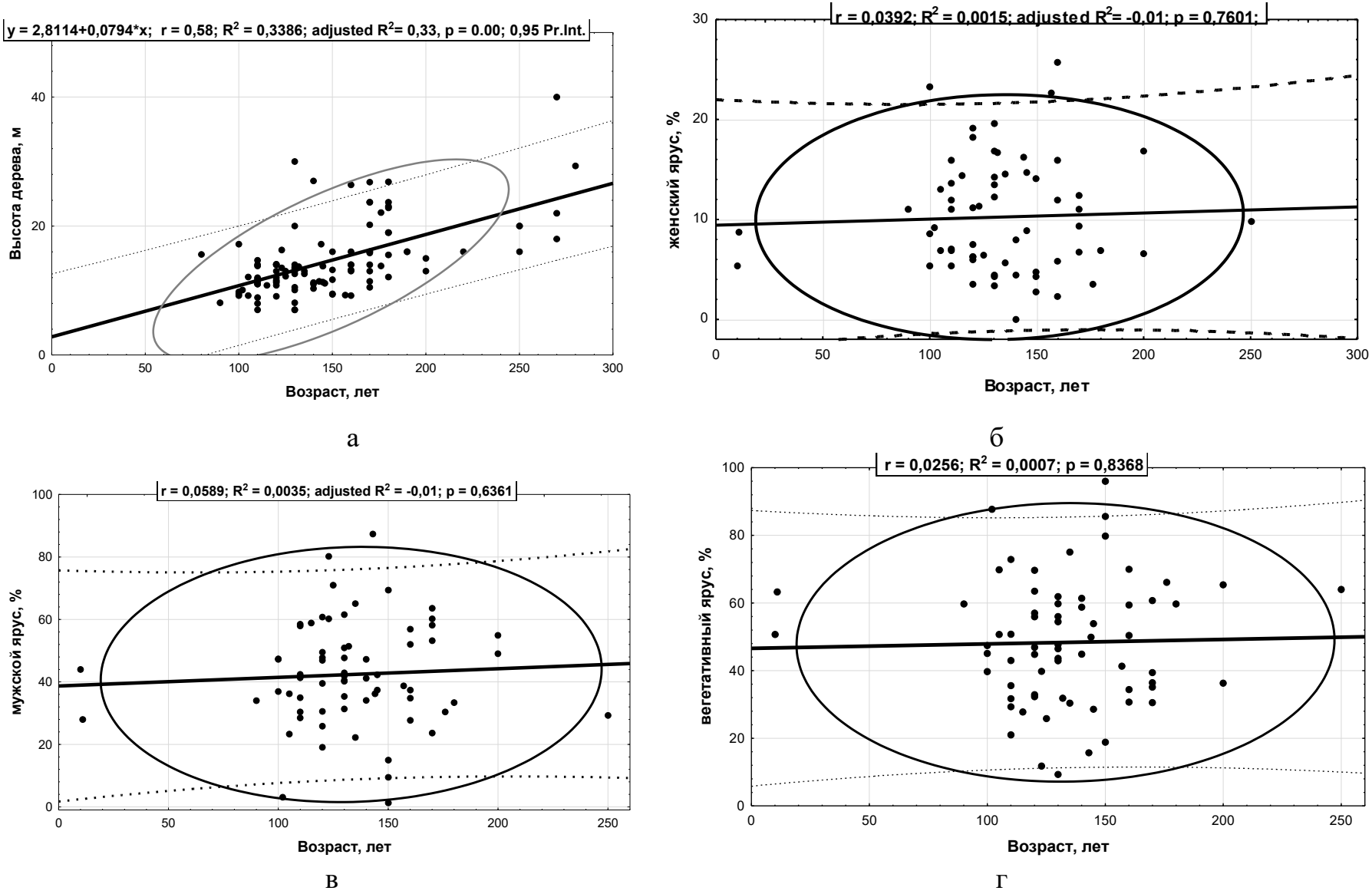


Рисунок 4.3 - Корреляционная диаграмма: высота деревьев (а) и относительная протяженность (%) «женского» (б), «мужского» (в) и вегетативного (г) ярусов в кроне; ось X – возраст деревьев

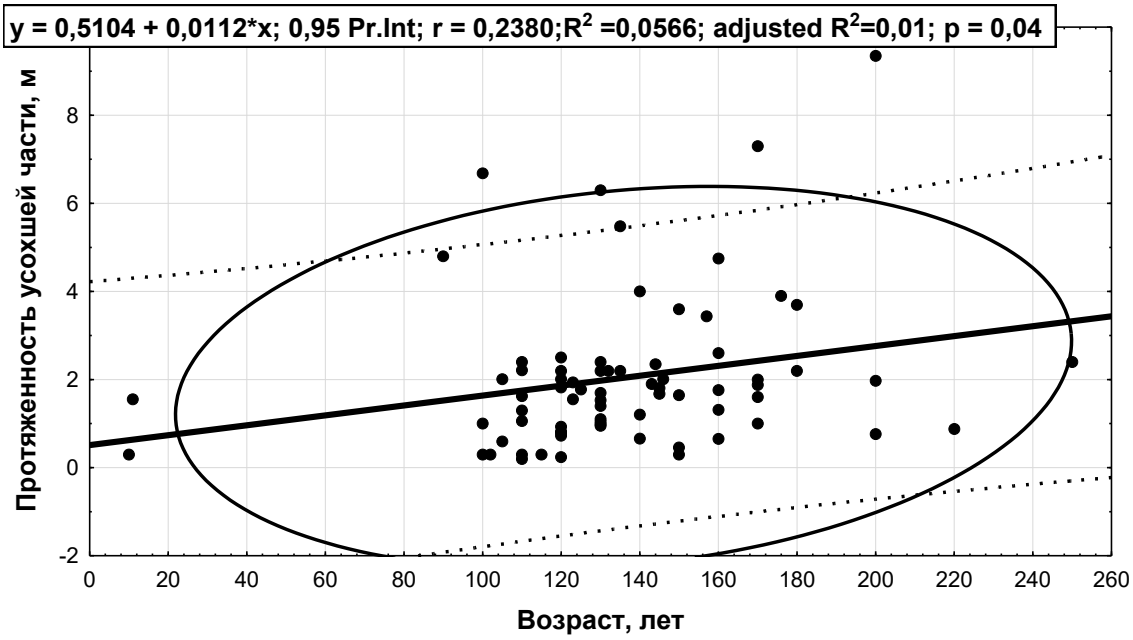


Рисунок 4.4 - Корреляция протяженности усохшей части деревьев и возраста.

Усохшая часть охватывает «мужской» генеративный ярус и верхнюю часть вегетативного. У таких деревьев переходная зона от «женского» к «мужскому» генеративному ярусу, а часто и «мужской» генеративный ярус усохли полностью; нижняя часть живых ветвей кроны представлена вегетативными побегами. Мы полагаем, что так выглядит промежуточная стадия перед полным усыханием вершины дерева. Возможно, что при значительном ослаблении дерева процессы усыхания развиваются одновременно и в подверхушечной, и в апикальной части по классическому для хвойных типу (усыхание вершины).

В результате проведенных исследований категории жизненного состояния деревьев пихты сибирской адаптированы к шкале повреждения деревьев и древостоев В. А. Алексеева (1989) по признакам специфического типа повреждения морфоструктуры кроны (таблица 4.3). Специфика повреждения деревьев отмечена в горах Кузнецкого Алатау и Алтая. В среднегорье Кузнецкого Алатау на склонах северо-западной экспозиции (567 и 713 м над ур. м.) усыхание деревьев происходит преимущественно по всей кроне, иногда в большей степени повреждается нижняя ее часть. В экосистемах выше 700 м над ур. м. наблюдается характерный для данного вида

«подверхушечный» тип: усохшая часть локализуется на расстоянии 0,8–3,5м от вершины дерева. В горных экосистемах северо-восточного Алтая «подверхушечный» тип усыхания встречается достаточно редко, лишь у отдельных деревьев старше 115–120 лет.

Таблица 4.4 - Категории повреждения деревьев пихты

Категории деревьев (Алексеев, 1989)	Пихта сибирская
Здоровое дерево (повреждения <10%)	Сохраняется плагиотропизм ветвей, любые повреждения хвои <10%
Поврежденное (ослабленное) дерево	Отдельные скелетные ветви – утрачивают геотропическую реакцию, хлорозы и некрозы хвои, ветвей, зона подверхушечного усыхания 0,1-0,3м.
Сильно повреждённое дерево	Отмирание хвои, ветвей, четко выраженная зона усыхания >0,5м, скелетные ветви – утрачивают геотропическую реакцию, вершина – функционирует
Отмирающее дерево	Вершина практически усохла, угол отхождения скелетных ветвей >
Свежий сухостой	Ствол и ветви (сухие) сохраняются
Старый сухостой	Ствол заселен ксилофагами, грибами, как правило, сломан

У большинства деревьев как пихты сибирской, так и кедра сибирского хлорозы и некрозы хвои отмечаются равномерно по всей кроне – концы ветвей чернеют и усыхают, хвоя отдельных ветвей рыжеет и опадает, отдельные ветви усыхают полностью, увеличивается ажурность кроны. Плагиотропизм ветвей у деревьев пихты сохраняется лишь в верхней половине кроны – угол отхождения ветвей от оси ствола составляет 51–63°

(до 90° у отдельных деревьев), в расположенных ниже «мужском» и вегетативном ярусах он увеличивается до 95–100° и 120–127°. У деревьев старшего возраста (>150 лет) верхняя граница усохшей части, как правило, совпадает с верхней границей яруса «мужской» сексуализации, где на побегах закладываются мужские генеративные почки.

Усыхание деревьев в различных частях гор Южной Сибири происходит с разной скоростью, наиболее интенсивно – в горах хр. Хамар-Дабан и Кузнецкого Алатау. У отдельных деревьев протяженность усохшей части по оси ствола достигает 12,4 м (более 85,3% от общей протяженности кроны), скорость усыхания превышала 66 мм/год. Наименьшим средним расстоянием от вершины дерева до верхней границы усохшей части и максимальной протяженностью усохшей части по оси ствола, а также минимальными значениями угла отхождения ветвей от оси ствола характеризовались деревья, растущие в горах Западного Саяна (таблица 4.5).

Таблица 4.5 - Характеристика модельных деревьев (в числителе – крайние значения признаков, в знаменателе– средние).

Место произрастания	Расстояние от вершины до усохшей части, м	Протяженность усохшей части, м	Угол отхождения ветвей, град.	
			до усохшей части	после усохшей части
Хр. Западный Саян	0,5-1,2 0,6±0,19	1,2-7,4 3,4±0,76	53-67 62±1,7	91-122 108±4,7
Хр. Восточный Саян	0,5-2,5 1,1±0,9	0,7-3,0 1,7±0,33	67-86 77±3,0	107-116 112±9,4
Хр. Хамар-Дабан	0,3-2,0 1,0±0,07	0,3-7,3 1,7±0,17	43-90 70±1,4	84-144 108±1,2
Хр. Кузнецкий Алатау	0,6-1,5 1,0±0,48	3,5-12,4 2,4±0,52	56-65 63±3,8	113-128 114±6,4
Северо-восточный Алтай	0,6-1,6 1,1±0,51	2,29-4,25 3,3±0,98	51-53 52±5,01	108-116 113±2,7

В отрогах Восточного Саяна (хребты Кайдынский и Главный) деревья пихты, напротив, характеризовались максимальной протяженностью верхней

живой зоны, наименьшей – усохшей части. Линейный прирост в высоту у усыхающих и здоровых модельных деревьев достоверно не отличается, закономерности, характерные для пихты сибирской, сохраняются – максимум в ювенильный период и последующее снижение по мере старения дерева (в «женском» генеративном ярусе от 7,9 до 26,0 см, в «мужском» – от 15,3 до 22,5 см/год).

На основании изменений морфоструктуры кроны нами выделены 4 категории усыхания деревьев пихты, в том числе три – по характерному для вида, «подверхушечному» типу (рисунок 4.11):

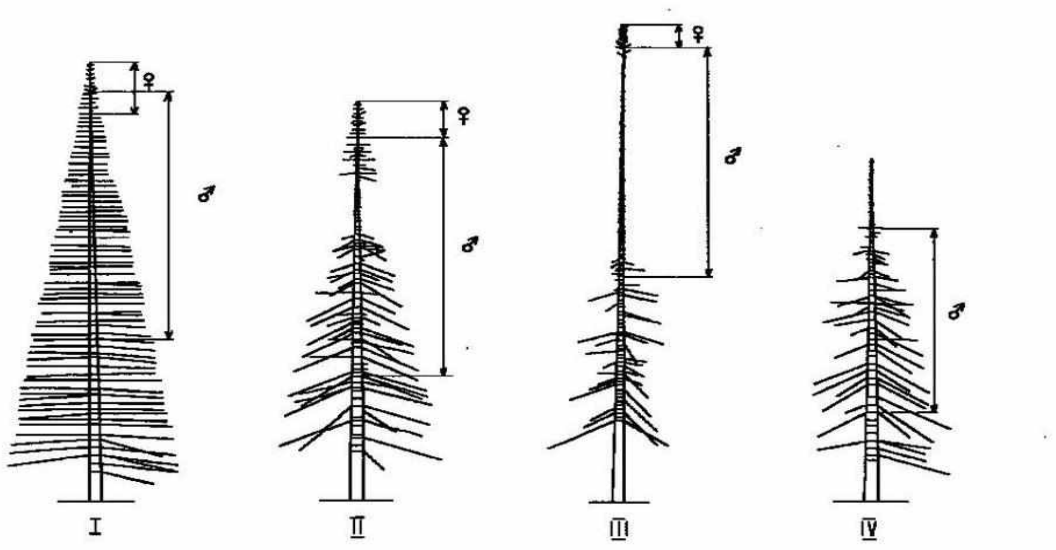


Рисунок 4.5 - Категории усыхания деревьев пихты сибирской:

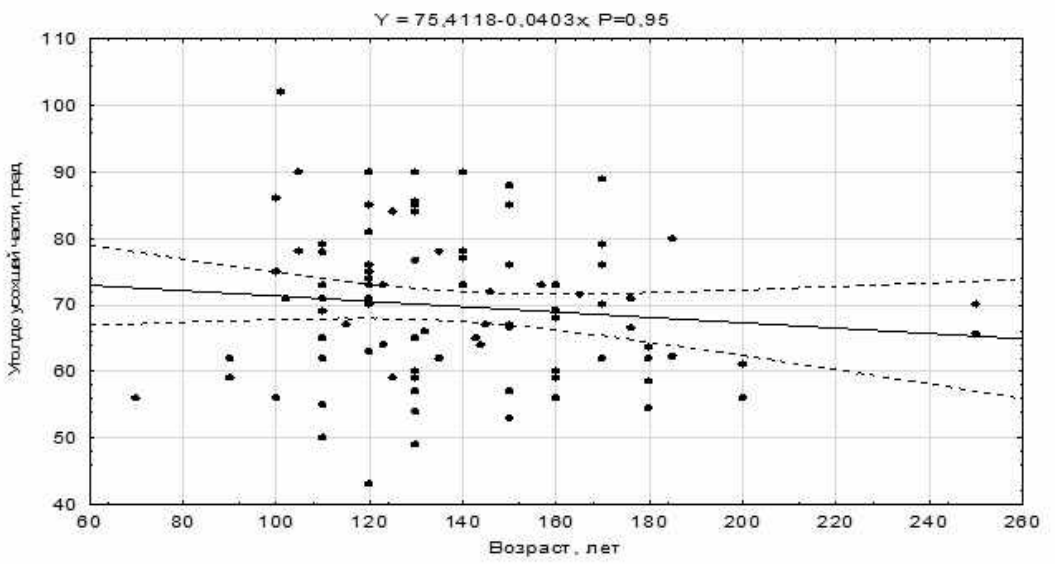
Категория	**Степень усыхания**	**Протяженность усохшей части**	
		м	число мутовок
I	Слабая	не выражена, отдельные ветви сохнут по всей кроне	
II	Средняя	0,1–0.5	1–3
III	Сильная	0,6–13.0	4–104
IV	Полное усыхание вершины	0.5 –1.5	10–25 верхние

Представленность по категориям усыхания в разных частях гор варьировала в зависимости от абсолютной высоты и экспозиции склонов: в низкогорье, на склонах южных и восточных экспозиций преобладали

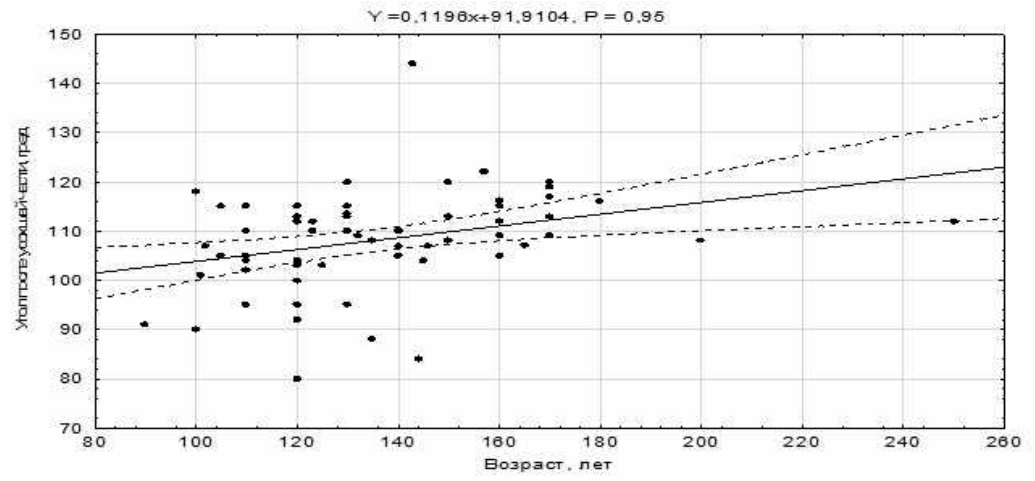
здоровые деревья, в средне- и высокогорных экосистемах хр. Хамар-Дабана и Западного Саяна – II–III, в среднегорье Кузнецкого Алатау и северо-восточного Алтая – I–II категорий. Деревья IV категории (с усыханием вершины) встречались достаточно редко. Независимо от степени усыхания дерева наблюдается увеличение угла отхождения ветвей от оси ствола, в т.ч. и в экосистемах Кузнецкого Алатау и Алтая.

4.4. Изменения угла отхождения ветвей от оси ствола у усыхающих деревьев

Наиболее характерным морфологическим признаком нарушения гомеостаза деревьев пихты сибирской является утрата плагиотропизма скелетных ветвей. В верхней части крон усыхающих деревьев («женский» ярус) углы отхождения ветвей от оси ствола практически не изменяются – они, как правило, острые (43–90°), в усохшей части («мужской» ярус) и ниже по стволу варьируют у разных деревьев от 84º до 144º (таблица 4.5). У отдельных деревьев в мужском ярусе углы увеличиваются до 100-112°, в вегетативном – до 110–160°, показатель не связан с возрастом (рисунок 4.6), а также с протяженностью усохшей части по оси ствола дерева (r= -0.01– -0.09). В результате увеличения углов наблюдается изменение габитуса дерева – форма кроны из узкопирамидальной, характерной для данного вида, становится плакучей.



а



б

Рисунок 4.6 - Диаграммы рассеивания угла отхождения ветвей до (а) и после (б) усохшей части и возраста дерева, лет.

4.5. Морфологические показатели побегов и хвои у здоровых и усыхающих деревьев

Побеги пихты неравноценны по их ростовой активности – наиболее «мощные» (длиннее и больше в диаметре) – побеги, несущие мегастробилы («женской сексуализации»), по сравнению с вегетативными и несущими микростробилы («мужской сексуализации») (таблица 4.7, приложение Б).

Таблица 4.7 – Средние значения длины побегов, хр. Хамар-Дабан

Год	Длина годичного побега, см		
	с мегастробилами	с микростробилами	вегетативные
Побережье оз. Байкал (низкогорье)			
1990	3,9±0,20	2,8±0,15	3,3±0,14
1991	5,5±0,28	3,5±0,22	4,7±0,20
1992	4,2±0,21	2,7±0,13	4,2±0,14
1993	5,0±0,22	3,3±0,12	4,1±0,12
хр. Хамар-Дабан (высокогорье)			
1990	2,9±0,11	1,6±0,15	1,8±0,11
1991	4,1±0,20	2,2±0,15	2,0±0,14
1992	3,1±0,13	1,6±0,17	1,7±0,11
1993	2,8±0,10	1,6±0,15	1,7±0,10

В течение первого года развития на геотропически верхней адаксиальной (дорзальной) стороне побегов верхнего яруса закладывается, как правило, по две женские генеративные почки: одна – у основания побега, вторая – перед вегетативным апексом (рисунок 4.7а).

Женские генеративные почки у пихты сибирской закладываются и развиваются исключительно на верхней стороне побега, реверсий не наблюдалось. При наличии благоприятных условий может закладываться и большее количество почек и развивается, соответственно, большее число шишек – до 4–5шт./побег, что, однако, наблюдается крайне редко (рисунки 4.7б, 4.8). На первых этапах формирования генеративные почки морфологически не отличаются от вегетативных, которые располагаются на нижней абаксиальной (вентральной) стороне или по периметру побега. К началу сентября женские генеративные почки морфологически уже заметно отличаются от вегетативных и мужских генеративных – они крупнее, покрыты толстым слоем чешуй, сильно засмолены (рисунок 4.7в). В процессе дальнейшего развития может наблюдаться явление, когда из одной почки развиваются две или более шишки (рисунки 4.7г–д, 4.8б).



Рисунок 4.7 - Побеги пихты сибирской, несущие женские генеративные почки: а-б –почки на верхней стороне побега (хвоя удалена), июль; в – то же, ноябрь-март, г, д – две шишки, развивающиеся из одной почки (д) и следы от них (г).



а б

Рисунок 4.8 - Фрагменты вершин пихты, формирование двух шишек из одной почки (стрелка), хр. Арадан, Западный Саян, 2019г.

Мужские генеративные почки у пихты закладываются, как правило, на нижней абаксиальной (вентральной) стороне побега (рисунки 4.9-4.10). В редких случаях 1-2 микростробила могут сформироваться в основании побега на верхней стороне. Случаи аномалий дорсивентральности были описаны ранее для пихт бальзамической (*A. balsamea*) и великой (*A. grandis* Lindl.) (Schooley, 1967, Eis, 1970). Число почек варьирует от 1-3 до 38 шт. на побег (в среднем 8-26 в различных условиях), развивается от 33,3-85,7% (таблица 4.8).

Таблица 4.8 - Количество микростробилов на побегах пихты сибирской, шт.

Место произрастания	Развитых	Общее	Место произрастания	Развитых	Общее
побережье оз. Байкал (низкогорье)			хр. Хамар-Дабан (высокогорье)		
Долина р. Б. Осиновка	6-16 12±1,8	13-19 15±1,3	Верховья р. Быстрая	7-16 11±1,9	14-24 19±2,9
Долина р. Снежная	5-20 10±2,2	11-25 17±2,0	Верховья р. Л.Халяторка	5-16 9±1,7	11-21 14±1,5
Долина р. Переемная	4-21 11±2,4	7-26 15±2,6			
Долина р. Б. Ивановка	7-13 10±1,0	13-18 16±1,5			
Долина р. Мысовая	7-17 11±1,5	15-22 18±1,1			
Восточный Саян (низкогорье)			Восточный Саян (среднегорье)		

Долина р. Лалетина	5-19 12±2,8	10-22 17±2,5	Верховья р. Калтат	3-22 10±1,3	12-23 16±0,9
Западный Саян (низкогорье)			Западный Саян (высокогорье)		
Окрестности п. Танзыбей	13-18 16±1,9	15-22 18±1,0	Верховья р. Оленья речка	5-12 8±1,8	10-17 13±1,8

Примечание: в числителе – крайние (для разных деревьев) значения признаков (за шесть последних лет), в знаменателе – среднее для ценопопуляции.

Биометрические показатели побегов варьируют, иногда довольно значительно, в зависимости от условий произрастания, «половой» принадлежности, года развития (рисунки 4.9-4.11, Приложение Б). Длина и диаметр генеративных побегов изменяются на 6,1–99,9% – в зависимости от высоты над уровнем моря, типа леса на 1,2–38,7% – в разные годы развития и на 1,5–29,2% – между деревьями; показатели побегов в большей или меньшей степени скоррелированы (таблица 4.10). Значительно (19,8–99,3%) изменяется количество хвои на единицу побега; показатель положительно коррелирует с длиной у «мужских» генеративных побегов и отрицательно – у вегетативных и «женских» генеративных. Биометрические характеристики хвои (длина, ширина) у разных деревьев также значительно меняются в зависимости от условий произрастания и статуса дерева. Характер варьирования показателей не позволяет выявить достоверные корреляции между ними.



Рисунок 4.9 - «Мужской» генеративный побег в период заложения почек, вид снизу: а – хр. Арадан, 18.07.2019, б – среднегорье Восточного Саяна, 5.07.2010.



Рисунок 4.10 - «Мужские» генеративные побеги, вид снизу: а – на приросте предыдущих лет видны остатки микростробилов (последние два года – побег вегетативный), 05.04.2019; б – премейотический период, первая декада апреля; в-г – период начала пыления, видны недоразвитые мужские почки, 27.05.2019.



Рисунок 4.11-Изменчивость морфологии хвои на 5-летнем вегетативном побеге.

Таблица 4.10 - Корреляции показателей 1-3-летних побегов (n >75)

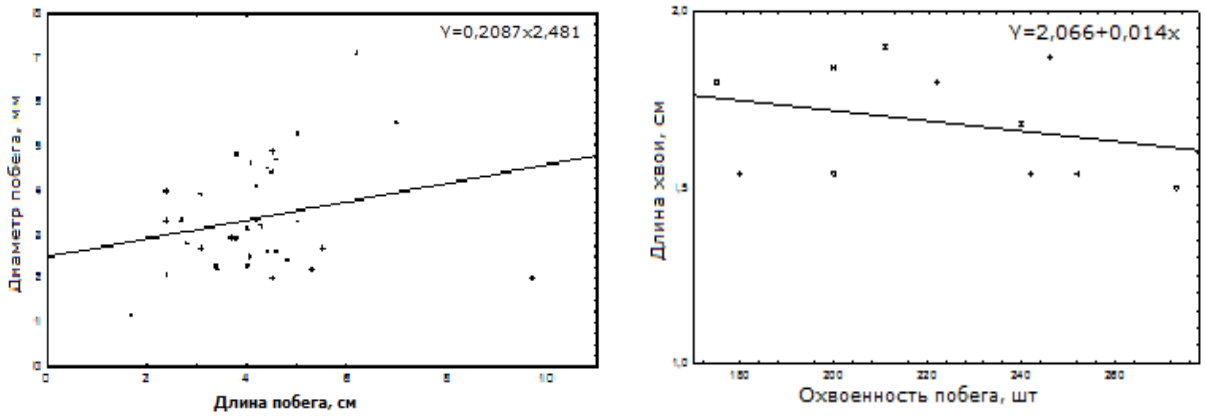
Показатель	Среднее значение показателя	Диаметр побега, мм	Число хвои, шт.*	Длина хвои, см	Ширина хвои, мм	Масса хвои, г
1	2	3	4	5	6	7
Побеги, несущие мегастробилы						
Длина побега, см	3,1±0,83	**0,65**	-0,43	0,22	-0,18	**0,85**
Диаметр побега, мм	3,8±0,55	1,0	-0,61	0,63	-0,45	0,24
Число хвои, шт	231±32,7		1,0	**-0,96**	-0,43	0,11
Длина хвои, см	1,7±0,17			1,0	0,38	-0,32
Ширина хвои, мм	1,25±0,21				1,0	-0,43
Масса хвои, г	435,6±42,8					1,0
Побеги, несущие микростробилы						
Длина побега, см	4,2±1,87	0,57	0,71	-0,34	0,59	-0,02
Диаметр побега, мм	3,0±1,41	1,0	0,15	0,40	**0,57**	0,14
Число хвои, шт	236±38,9		1,0	-0,40	0,40	-0,50
Длина хвои, см	2,0±0,41			1,0	-0,36	-0,17
Ширина хвои, мм	1,26±0,18				1,0	0,03
Масса хвои, г	421,5±84,4					1,0

продолжение таблицы 4.10

1	2	3	4	5	6	7
«Вегетативные» побеги						
Длина побега, см	4,2±0,75	0,55	-0,40	-0,39	**0,70**	0,99
Диаметр побега, мм	2,4±0,15	1	-0,95	-0,98	**0,98**	0,47
Число хвои, шт	205±49,0		1	-0,69	0,38	-0,48
Длина хвои, см	2,3±0,23			1	0,38	-0,48
Ширина хвои, мм	1,5±0,10				1	-0,03
Масса хвои, г	430±54,7					1

Примечание – ***-** на 10 см побега, жирный шрифт - корреляции достоверны при $p \leq 0,05$.

Функциональные зависимости ($p \leq 0,05$) наблюдаются между: диаметром и длиной побегов, а также шириной хвои; у побегов, несущих мегастробилы – между длиной и диаметром, охвоенностью побегов и длиной хвои ($r = - 0,96$) (рисунок 4.11). Можно проследить определенные тенденции изменения показателей: «женские» генеративные побеги преимущественно мощнее «мужских» генеративных и, зачастую, вегетативных; диаметр их независимо от условий произрастания (высотный градиент, разные типы леса) стабильно больше на 11,3–29,5%. Лишь в отдельных случаях (например, в среднегорье Западного Саяна, 2007г.) вегетативные побеги оказывались длиннее «женских» генеративных (на 6,3–20,7%). Выявлены зависимости между длиной побегов и массой хвои для «женских» генеративных побегов и вегетативных ($r = 0,85–0,99$, $p \leq 0,05$).



а б

Рисунок 4.12 - Корреляция между длиной и диаметром побегов (а), длиной хвои и охвоенностью «женских» генеративных побегов (б), $p \leq 0,05$.

Отсутствие корреляций в большинстве случаев обусловлено, очевидно, особенностями морфогенеза побегов. На примере пихты Дугласа (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) показано, что заложение и развитие примордиев хвоинок начинается в июле и продолжается в течение шести недель (Owens, 1969). В этот период предопределяется общее количество хвои, закладываются инициали мезофилла, эндодермы, трансфузионной ткани и проводящего пучка. Биометрические же показатели побегов (прирост, диаметр) и их метамеров – хвои, почек в значительной степени определяются

условиями следующего года развития. На побегах, несущих микростробилы, достаточно большую площадь занимают примордии микростробилов, хвои на единицу побега *a priori* должно закладываться меньше. Однако довольно часто охвоенность побегов, несущих микростробилы, на единицу длины выше, чем у побегов, несущих мегастробилы, и вегетативных, что может быть обусловлено необходимостью компенсации расхода питательных веществ на морфогенез микростробилов; прирост снижается.

На длину хвои определяющее значение оказывают условия года развития и ее «половая» принадлежность. Максимальной длиной, как правило, характеризуется хвоя побегов вегетативного яруса; в зависимости от условий произрастания различия по этому показателю составляют 0,6-51,3% у разных деревьев. Разница между длиной хвои «женских» и «мужских» генеративных побегов не превышает 2,9-13,3%. Хвоя побегов, несущих женские шишки («женских генеративных»), всегда тяжелее, чем у побегов, несущих микростробилы («мужских генеративных»), и «вегетативных», масса хвои у разных деревьев варьировала менее значительно, чем биометрические показатели, от 1,8 до 28,1%. Необходимо также отметить, что хвоя верхнего ортотропного побега как визуально, так и по биометрическим показателям полностью соответствует характеристикам хвои «женских» генеративных побегов. Исследования показали, что нередко на межмутовочных ветвях, расположенных в верхней части ортотропного побега, формируются мегастробилы. В целом можно заключить, что морфология побегов варьирует в зависимости от генетических особенностей и состояния деревьев, «половой принадлежности» и питательного статуса побега.

Морфологические показатели побегов усыхающих деревьев изменяются (таблица 4.11, рисунок 4.13). Анализ, проведенный в биоценозах Восточного и Западного Саян, показал, что достоверно увеличиваются такие показатели, как диаметр побегов, количество хвои на единицу побега и ширина хвои. Длина и масса хвои, напротив, характеризуются тенденцией к уменьшению, однако достоверных различий по этим показателям между здоровыми и усыхающими

деревьями, растущими в одном биоценозе, не выявлено (колебания составляли 6,3-15,4%).

Таблица 4.11 - Характеристика побегов усыхающих деревьев

«Сексуализация»* побегов	Длина, мм	Диаметр, мм	Ветвление, шт.	Число хвоинок на 10см побега, шт.
хр. Западный Саян, 800-900 м над у.м., усыхающие деревья				
«Женские»	50,2±3,5	5,3±1,69	3±0,1	190±1,9
«Мужские»	42,7±3,69	3,6±0,45	3±0,2	220±1,7
Вегетативные	39,6±3,66	2,4±2,21	3±0,3	210±2,6
хр. Хамар-Дабан, 1100-1200 м над у.м. усыхающие деревья				
«Женские»	32.3±2,98	не опр.	не опр.	204±19,0
«Мужские»	17,5±1,50	не опр.	не опр.	241±20,9
Вегетативные	18,0±0,71	не опр.	не опр.	240±25,6
Отроги хр. Восточный Саян, 480-520м над у.м., здоровые деревья				
«Женские»	35,3±2,48	4,8±0,48	3±0,3	232±18,6
«Мужские»	29,4±1,62	3,0±0,11	2±0,1	251±12,4
Вегетативные	30,0±2,89	3,1±0,91	2±0,1	237±19,3
Отроги хр. Восточный Саян, 460-480м над у.м., усыхающие деревья				
«Женские»	23.5±12.50	2.1±1.15	4±1.3	240±1.9
«Мужские»	17.2±14.20	1.2±1.01	2±0.1	191±4.5
Вегетативные	43.8±1.47	2.6±0.9	3±0.8	250±0.4

* «женские» - побеги несущие женские почки/шишки, «мужские» - побеги, несущие микростробилы.

Аналогичные изменения биометрических показателей наблюдались у усыхающих деревьев ели в лесах Австрии (Schon et al., 1989). Доля повреждений хвои (хлорозы и некрозы) у здоровых деревьев не превышает 5% от площади хвоинки, у усыхающих – резко увеличивается (до 100%).

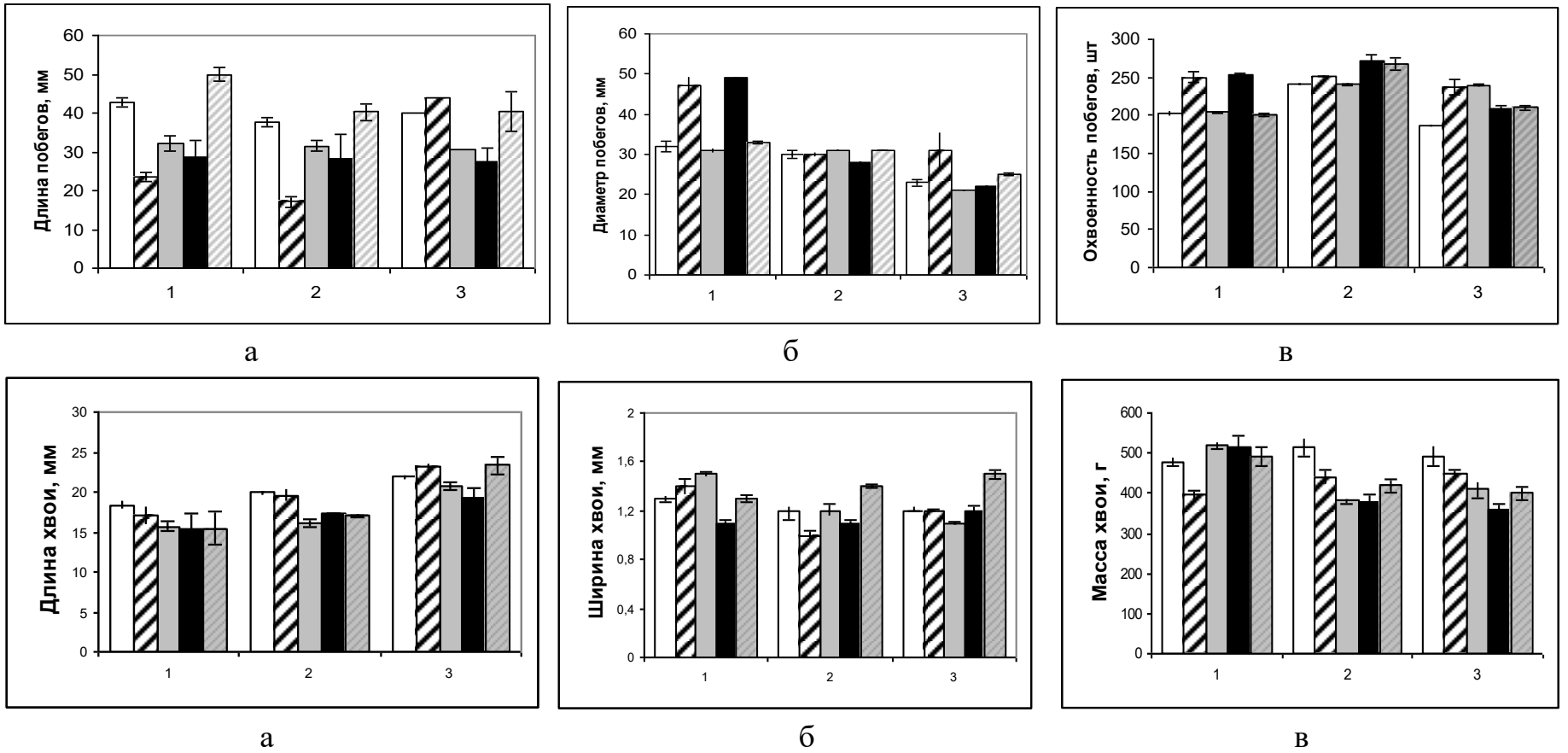


Рисунок 4.13 - Морфологические показатели побегов различной «сексуализации»: ось X – «женские» (1), «мужские» (2), вегетативные (3) побеги в различных условиях произрастания Восточного Саяна: ▭ - долина р. Лалетина, ▨ - долина р. Сынжул, верховья р. Калтат: ▩ - юго-западный и ■ - северо-западный (усыхающие деревья) склоны, ▨ - долина р. М. Кемчуг.

В пригородных лесах неблагополучие экологической обстановки наглядно демонстрируют качественные признаки повреждения хвои (хлорозы и некрозы). Характер их практически не изменяется в разных экологических условиях – это, в основном, некрозы точечного, пятнистого и мозаичного характера. У деревьев, растущих в экологически чистых условиях (Восточный Саян, окрестности пос. Козулька), повреждения хвои не превышают 1% от площади хвоинки. В остальных биоценозах Западного и Восточного Саян некрозы и хлорозы хвои могут занимать от 4.1-6.1% до 100% (максимум – в высокогорье Западного Саяна и долине р. Б. Сынжул, пригородных биоценозах г. Красноярска). По характеру повреждений можно предположить, что они вызваны такими токсикантами, как озон, хлор, оксиды азота (Федорова, Никольская, 1987).

Исследования, проведенные в экосистемах Восточного Саяна, показали, что негативное влияние на морфологические показатели побегов оказывают и биотические стрессы. У деревьев, пораженных ржавчинным раком, достоверно уменьшаются длина и охвоенность побегов, длина хвои (таблицы 4.11-4.12).

Таблица 4.11 - Биометрические показатели побегов здоровых и пораженных раком деревьев ($p \leq 0,05$)

Состояние деревьев	«Сексуализация» побегов	Длина, мм	Диаметр, мм	Ветвление, шт.	Число хвои, на 10см, шт.*
здоровые	женские	46,5±2,00	4,2±0,40	3±0,3	206±21,8
	мужские	40,6±1,53	3,0±0,31	2±0,2	248±21,5
	вегетативные	44,4±2,3	2,2±0,08	2±0,3	220±6,6
пораженные раком	женские	43,7±3,63	3,7±0,43	2±0,4	201±12,6
	мужские	38,1±2,30	2,9±0,21	2±0,11	245±6,9
	вегетативные	44,9±2,14	2,4±0,22	2±0,17	190±12,5

Примечание - * число хвои - на 10см длины побега, шт.

На высотах 226–550 м над ур. м. "ведьмины метлы" чаще локализуются в нижней и средней частях кроны, в среднегорье (620–680 м над ур.м.) – в средней и верхней частях (таблица 4.13). Вероятно, при ослаблении деревьев, независимо от причины, происходит снижение интенсивности ростовых процессов, что приводит к уменьшению биометрических показателей побегов.

Таблица 4.12 - Биометрические показатели хвои пихты здоровых и пораженных раком деревьев (p ≤0,05)

Состояние деревьев	«Сексуализация» побегов	Длина, мм	Ширина мм	Некрозы и хлорозы хвои, %	Масса 1000шт. хвоинок, г
здоровые	женские	20,6±0,80	1,7±0,18	2,4±0,12	412,5±21,50
	мужские	23,0±0,35	1,8±0,15	2,5±0,40	596,3±81,30
	вегетативные	22,0±0,95	1,2±0,02	4,4±1,35	431,0±25,80
пораженные раком	женские	18,5±1,35	1,2±0,06	4,2±2,34	463,5±26,23
	мужские	19,3±0,81	1,1±0,03	1,4±0,45	532,3±31,07
	вегетативные	22,4±1,04	1,2±0,06	0,7±0,14	479,1±26,23

Таблица 4.13 - Характер расположения "ведьминых метел" в кроне

Характеристика пробных площадей	Высота над ур.м., м	Локализация "метел" в кроне, %		
		нижняя часть	средняя часть	верхняя часть
Долина р. Лалетина	226	44,4	30,6	25,0
Долина р. Лалетина	550	32,7	45,5	21,8
Долина р. Базаиха	420	41,2	39,7	19,1
Верховья р.Калтат, северо-западный склон	690	12,5	60,0	27,5
Верховья р. Калтат, юго-западный склон	620	12,5	37,5	50,0

Морфолого-анатомические исследования побегов и хвои показали изменения особенностей их строения (таблица 4.12). Максимальная разница между здоровыми и усыхающими деревьями наблюдается по показателям площадей поперечного сечения и первичной коры. Побеги, несущие мегастробилы, по всем абсолютным показателям превосходят «мужские» генеративные и вегетативные – площади поперечного сечения древесины и первичной коры у однолетних побегов больше в 1,5-1,7 и 2,1-3,5 раз, у двухлетних-в 1,2-2,0 и 2,2-2,9 раз, соответственно.

Таблица 4.12 - Характеристики однолетних побегов разной «сексуализации»

Площади	Побеги, несущие стробилы		вегетативные	p
	женские	мужские		
поперечного сечения, побега мм²	8,77±1,23 14,0±3,00	5,90±1,19 9,2±1,15	2,68±0,50 4,7±1,12	**0,01**
сердцевины, мм²	0,26±0,07 0,35±0,10	0,25±0,07 0,29±0,05	0,14±0,05 0,18±0,07	0,37 0,56
древесины 1 года, мм²	0,35±0,14 0,46±0,17	0,21±0,05 0,26±0,15	0,17±0,05 0,18±0,06	0,40 **0,01**
древесины 2 года, мм²	0,95±0,63	0,44±0,10	0,45±0,26	0,28
всей древесины, мм²	1,41±0,79	0,70±0,13	0,63±0,31	0,29
флоэмы, мм²	0,21±0,06 0,69±0,33	0,20±0,04 0,33±0,06	0,12±0,04 0,27±0,10	0,63 0,08
первичной коры, мм²	7,94±1,13 12,00±2,12	5,23±1,11 7,91±1,02	2,25±0,38 3,65±0,70	**0,01**
сердцевины/ поперечного сечения	0,03±0,004 0,02±0,005	0,04±0,001 0,03±0,006	0,05±0,007 0,05±0,01	**0,02** **0,03**
флоэмы/ древесины	0,41±0,12 0,65±0,29	0,57±0,24 0,5±0,06	0,81±0,09 0,57±0,08	**0,03** 0,60

Примечание – жирный шрифт - различия достоверны при $p \leq 0,05$.

Большие площади сердцевины и флоэмы оказались у генеративных побегов; площадь древесины первого года, напротив, проявляла тенденцию к уменьшению от побегов женского генеративного яруса к вегетативным.

Достоверные различия выявлены также и по относительным показателям. Так, отношение площади сердцевины к площади поперечного сечения закономерно больше у побегов женского генеративного яруса, минимально – у вегетативных; достоверно отличалось отношение площадь флоэмы / площадь древесины у побегов первого года. Ряд показателей (площади сердцевины и древесины) варьирует достаточно сильно, но различия статистически недостоверны. Определяющее значение для анатомических показателей имеет функциональная роль: «женские» генеративные побеги характеризуются большими площадями поперечного сечения, древесины первого года и первичной коры, чем «мужские» генеративные и вегетативные.

Показатели хвои также варьируют в результате специфических особенностей их анатомического строения (таблица 4.13).

Таблица 4.13 - Анатомические характеристики хвои побегов

Показатель	Побеги несущие стробилы		вегетативные	p
	женские	мужские		
Длина хвоинки, см	1,6±0,05	1,6±0,06	2,0±0,08	0,001
Ширина поперечного сечения, мкм	1363,2±26,19	1249,89±19,23	1264,15± 19,37	0,01
Толщина поперечного сечения, мкм	643,0±22,07	562,55±12,15	500,5±10,46	0,01
Площадь поперечного сечения, мкм²	666398,8± 26728,88	541493,44± 18606,96	510057,75± 14432,08	0,05
Площадь центрального цилиндра, мкм²	86750,4± 3677,21	72559,71± 2401,22	69051,39± 2014,28	0,03
Площадь проводящего пучка, мкм²	8787,5±470,44	7810,4±557,54	7383,7±369,16	0,05
Площадь смоляного хода, мкм²	11670,36± 1097,49	9123,48± 1057,66	8065,55± 753,87	0,03

В целом, хвоя вегетативных побегов более длинная, но менее широкая и толстая, площадь её поперечного сечения меньше, чем у генеративных. У

исследуемых образцов хвоя достоверно не отличалась по длине,однако ширина и толщина, а также площадь поперечного сечения хвои побегов, несущих мегастробилы, оказалась больше. Очевидно, «половая принадлежность» является фактором, определяющим, до некоторой степени, амплитуду варьирования анатомо-морфологических признаков побегов и хвои. Различия показателей, вероятно, обусловлены функциональной ролью побегов: «женские» генеративные, наиболее мощные побеги обеспечивают морфогенез, удержание и питание в течение всего вегетационного периода довольно крупных женских шишек. В урожайные годы количество шишек на одном дереве может превышать 100 шт., на одном побеге может развиваться от 2 до 7 шт. «Мужские» генеративные побеги менее мощные, более тонкие и длинные, несут значительное количество микростробилов, пик развития которых приходится на апрель–июнь. Питательные вещества интенсивно расходуются в это время на микроспорогенез и формирование пыльцы, в июле–августе – на заложение и дифференциацию микростробилов, в связи с чем у них наблюдается снижение ростовых процессов.

Микростробилы опадают после опыления (начало-середина июня). Побеги вегетативного яруса – наиболее тонкие и длинные, несут максимально длинную хвою, главная их функция – фотосинтез. Высокая амплитуда варьирования не позволяет выявить достоверные корреляции между отдельными количественными признаками побегов и хвои пихты.

Изменения морфологических показателей обусловлены, очевидно, особенностями анатомического строения – в среднегорье Восточного Саяна показатели у здоровых (юго-западный склон к руч. Калтат) и усыхающих (северо-западный склон к руч. Калтат) деревьев различаются (таблица 4.14, рисунки 4.14-4.15).

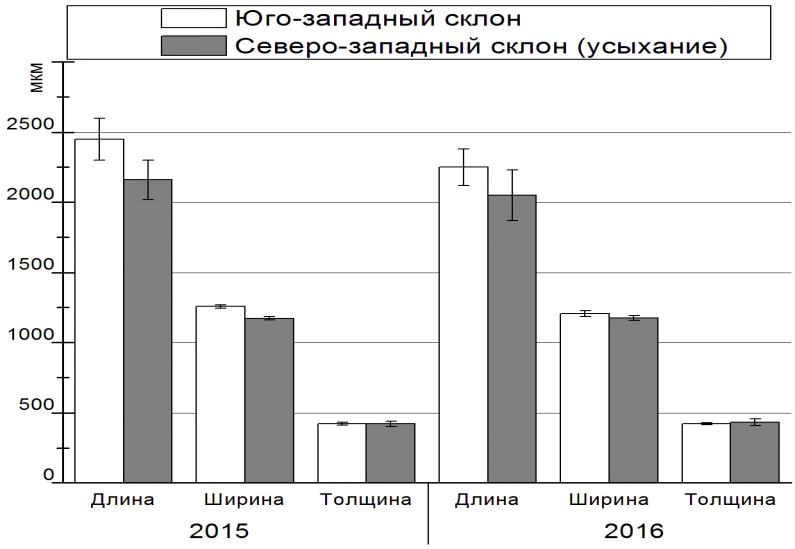


Рисунок 4.14 - Длина, ширина и толщина хвои второго (2016г.) и третьего (2015г.) года роста, верховьях руч. Калтат, ось Y – значение показателя, мкм.

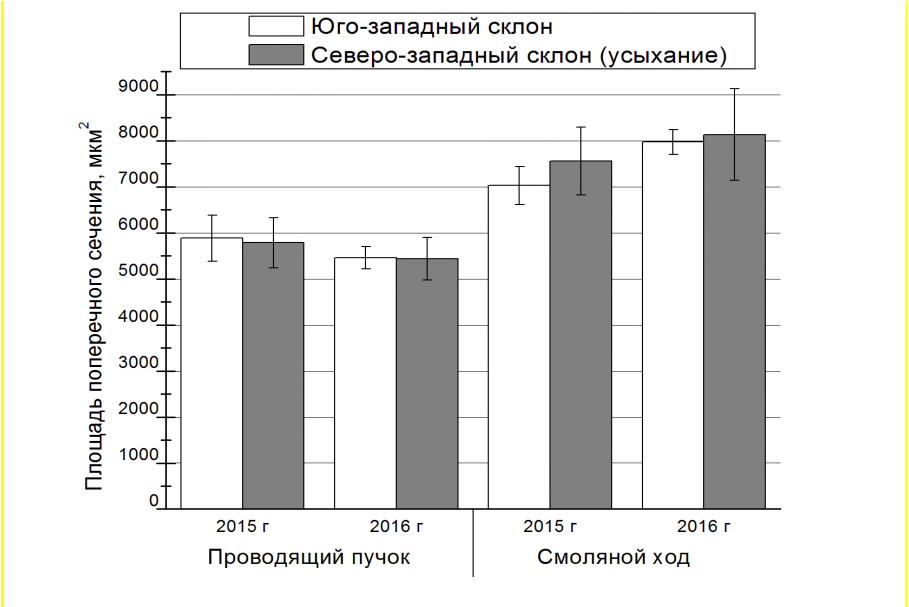


Рисунок 4.15 - Средние площади поперечного сечения проводящих пучков и смоляных ходов хвои второго (2016г.) и третьего (2015г.) года роста, верховья руч. Калтат.

У здоровых деревьев длина, ширина и площадь центрального цилиндра хвои несколько больше, а площадь смоляных ходов меньше почти на 30%. Показатели несколько варьировали в зависимости от погодных условий года.

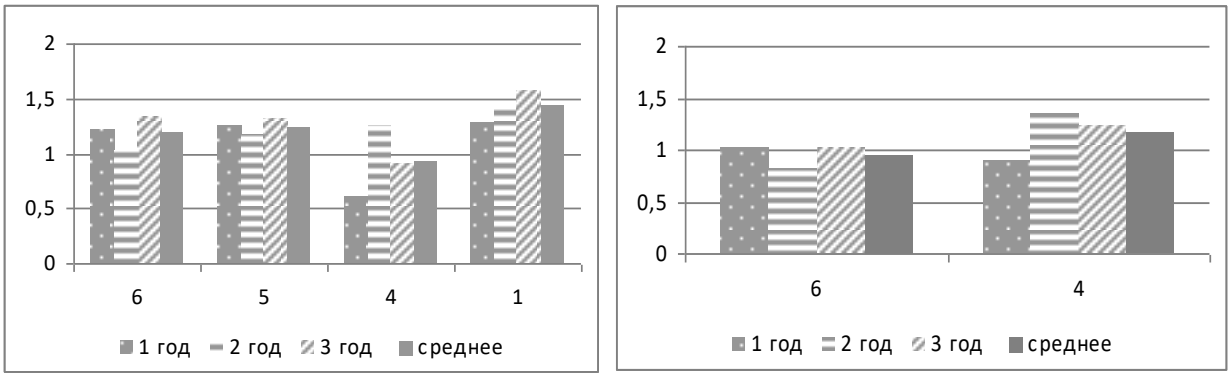
Таблица 4.14 - Анатомические показатели хвои второго и третьего года роста у здоровых и усыхающих деревьев

Площади поперечного сечения, мкм^2	Юго-западный склон (здоровые)		Северо-западный склон (усыхающие)	
	хвоя третьего года роста	хвоя второго года роста	хвоя третьего года роста	хвоя второго года роста
хвоинки	431645,3±6193,9	417238±10051,0	411576,2±33101,3	417563,7±3975,6
центрального цилиндра, мкм^2	55486,4±3584,4	53002,3±3116,9	50541,5±4969,5	49970,7±5468,6

4.6. Фотосинтетическая активность хвои здоровых и усыхающих деревьев (Западный Саян, верхний пояс)

Исследования в пихтово-кедровых древостоях Западного Саяна на 6 ПП, заложенных в низко-, средне- и высокогорных районах методами регистрации замедленной флуоресценции хлорофилла и термоиндуцированных изменений нулевого уровня флуоресценции хлорофилла (ТИНУФ), показали, что содержание хлорофилла в низкогорье выше, чем в высокогорье (рисунок 4.16), содержание пигментов падает в усыхающих биоценозах. В октябре-ноябре различия в содержании хлорофиллов становятся менее заметными.

Относительный показатель замедленной флуоресценции (ОП ЗФ) в усыхающем биоценозе не превышал 4,0, показатель снижается с увеличением высоты. Начиная с октября, интенсивность фотосинтеза, регистрируемая по параметрам замедленной флуоресценции, падает, причем на пробных площадях, расположенных на большей высоте над уровнем моря, быстрее (рисунок 4.17). Возможно, это связано с более коротким вегетационным периодом в горах, когда деревьям необходимо быстрее подготовиться к последующему периоду зимнего покоя.



сентябрь январь

Рисунок 4.16 - Содержание хлорофиллов (ось Y) в одно- (1год), двух-(2год) и трех- (3год) летней хвое пихты сибирской; 1,2…6 – № п/п.

Подготовка фотосинтетического аппарата происходит осенью, когда при положительных и небольших температурах в хвое подавляется переменная флуоресценция хлорофилла и изменяется температурная зависимость выхода флуоресценции на уровне Fo: максимум около +50°C подавляется, и появляется новый максимум около +80°C. Коэффициент R является отношением значений низкотемпературного и высокотемпературного максимумов. При R < 1 растения находятся в состоянии покоя, при R > 1 – фотосинтетически активны (Гаевский и др., 1987). Значения ОП ЗФ в поврежденных биоценозах в декабре низкие, однако глубокий покой не наступает.

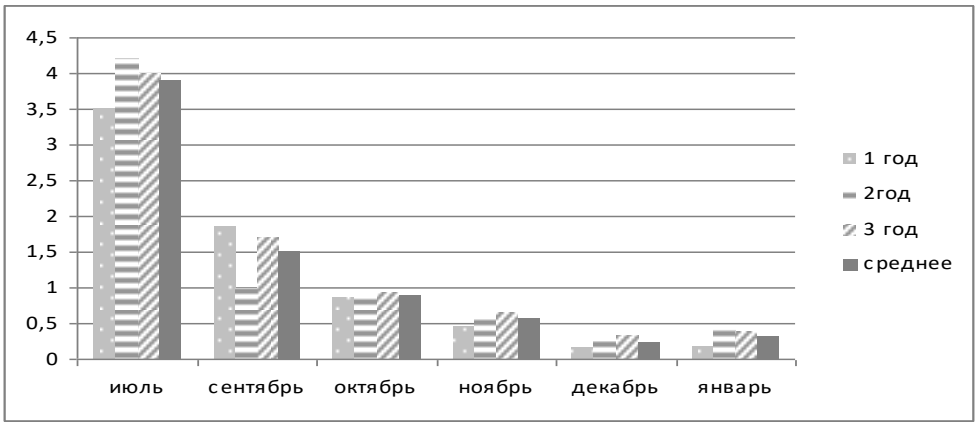


Рисунок 4.17 - Относительный показатель замедленной флуоресценции хвои пихты сибирской (2006-2008гг.)

При искусственном выведении побегов из состояния зимнего покоя в лабораторных условиях в ноябре–декабре пихта сибирская быстро

восстанавливала фотосинтетическую активность, что подтверждает отсутствие глубокого покоя в зимний период. Не исключено, что отсутствие покоя у пихты может способствовать потере влаги и иссушению деревьев при оттепелях в зимний период и ранней весной, что способствует снижению устойчивости к неблагоприятным факторам среды, например к загрязнению воздуха. Определение ТИНУФа зимой в более поздние сроки (январь) показало, что в период понижения температуры в горах Западного Саяна выход из состояния покоя в лабораторных условиях происходит на шестые сутки.

4.7. Структурные изменения тканей стволов здоровых и усыхающих деревьев в различных экологических условиях, Восточный Саян

Показатели древесины стволов здоровых (юго-западный склон к руч. Калтат) и усыхающих (северо-западный склон) деревьев различаются. Наблюдалась тенденция к уменьшению толщины годичного слоя у усыхающих деревьев (в 2016 г. он был достоверно меньше, чем у здоровых), несмотря на то, что по количеству клеток различий нет (рисунок 4.18). Достоверные различия ($p \leq 0,05$) наблюдались и в содержании поздней древесины (рисунок 4.19). Следует отметить, что, несмотря на достаточно высокое процентное содержание поздней древесины, рассчитанное по количеству клеток, по объему в ежегодном приросте поздняя древесина значительно уступает ранней, так как поздние трахеиды имеют очень маленький радиальный диаметр по сравнению с ранними. Усыхающие деревья характеризуются меньшими радиальными размерами трахеид и их люменов, что объясняет меньшую толщину годичного прироста при незначительном различии в количестве клеток, а также большей толщиной и площадью поперечного сечения клеточных стенок ранней древесины, тогда как площадь поперечного сечения клеточных стенок в поздней древесине у них существенно меньше. Эти различия могут быть связаны с недостатком питательных веществ в период формирования поздней древесины или уменьшением продолжительности её развития (Скрипальщикова и др., 2009). В то же время содержание лучевой паренхимы, выполняющей функции

как радиального транспорта, так и запасания веществ, практически не различается в древесине стволов пихты различного состояния и в разные годы.

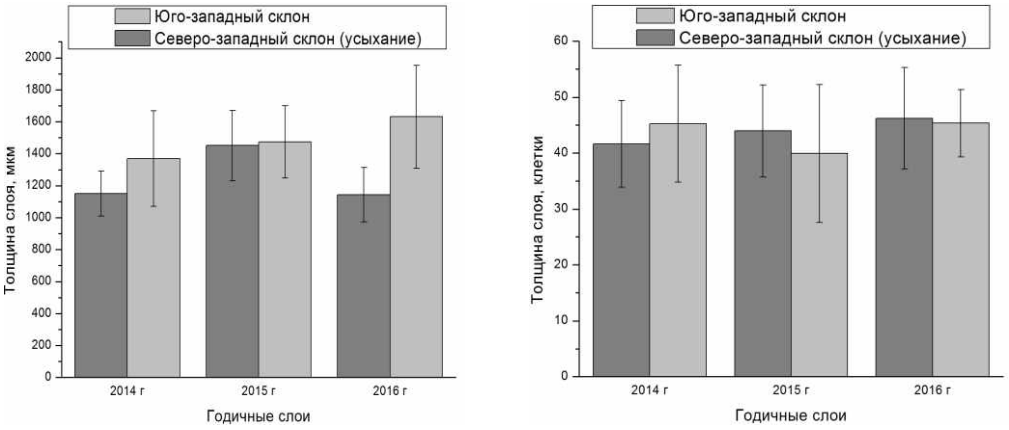


Рисунок 4.18 - Средняя толщина годичных приростов ксилемы в стволах здоровых и усыхающих деревьев, долина руч. Калтат.

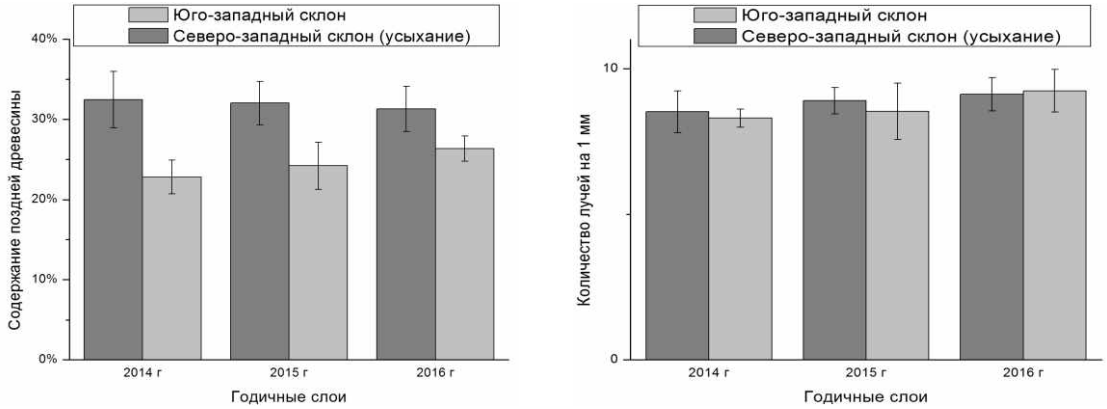


Рисунок 4.19 - Содержание поздней древесины (по количеству клеток, %) и лучевой паренхимы (количество лучей на 1 мм поперечного среза) в годичных слоях здоровых и усыхающих деревьев, долина руч. Калтат.

В ксилеме усыхающих деревьев обнаружены травматические смоляные ходы (рисунок 4.20). В норме древесина пихты смоляных ходов не содержит (Чавчавадзе, 1979).

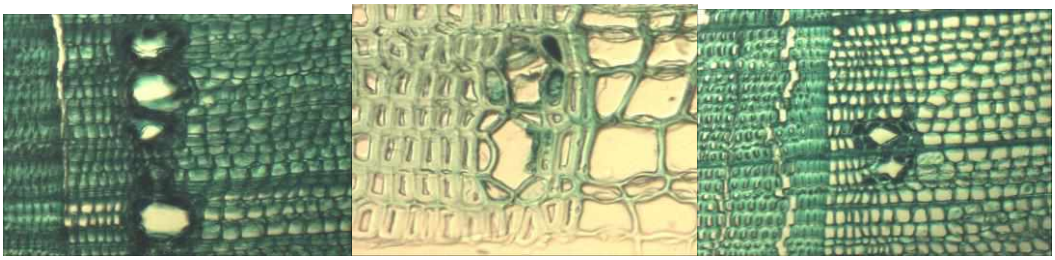


Рисунок 4.20 - Травматические смоляные ходы в ксилеме усыхающих деревьев

Исследования древостоев, произрастающих в различных экологических условиях отрогов Восточного Саяна выявили структурные изменения проводящих и запасающих показатели тканей стволов. Мы полагаем, что нарушения функционирования ассимиляционных органов и условий минерального питания вследствие ухудшения состояния деревьев определяют уменьшение толщины годичных приростов. Известно, что ширина годичного кольца является одним из чувствительных признаков древесных растений, который реагирует на изменения внешних условий, а также и на нарушения гомеостаза особей (Ваганов, Тресков, 1977). Детальный анализ морфолого-анатомических показателей тканей ксилемы стволов деревьев пригородной зоны г. Красноярска (Восточный Саян) в биоценозах различного ЖС (граница парка с г. Красноярском, долина р. Б Сынжул, долина р. Лалетина как контроль) показал структурные изменения проводящих и запасающих тканей стволов на границе с городом (на высоте 1,3 м). Толщина годичных слоев стволов в контрольных условиях довольно стабильна – 1,4 мм или 40 клеток в радиальном ряду (рисунки 4.21, 4.22), наблюдаются колебания в связи с флуктуациями погодных условий периодов вегетации. В крупнотравном типе леса годичные приросты увеличивались до 1,8–3,0 мм или 50–80 клеток (в среднем 2,4 мм или 65 клеток), что можно объяснить лесорастительными условиями (влажнее, почва богаче, содержит больше питательных веществ).

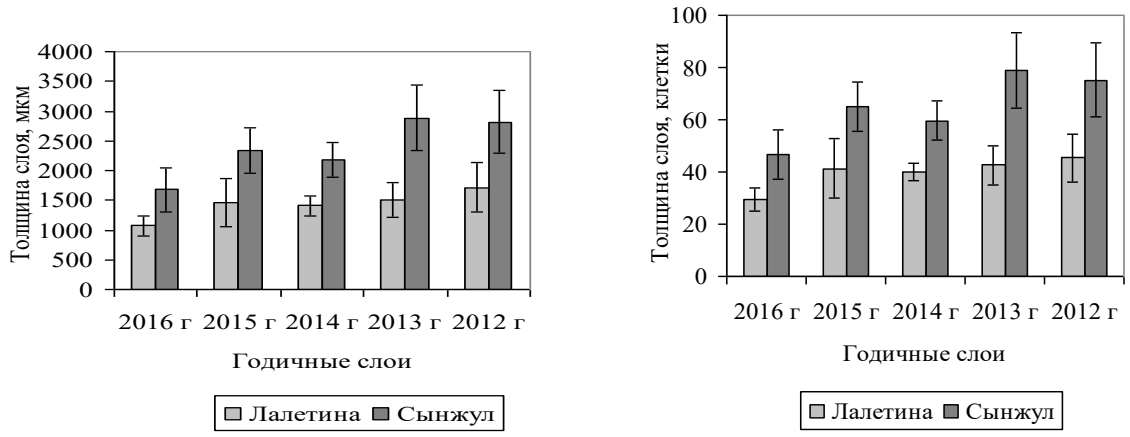


Рисунок 4.21 - Средняя толщина годичных приростов древесины в стволах (долина р. Лалетина, контроль, долина р. Б. Сынжул, загрязнение).

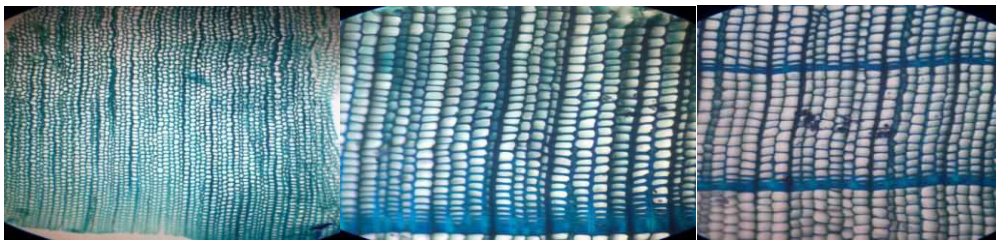


Рисунок 4.22 - Годичные кольца ксилемы разной ширины. Ув.х40.

Содержание поздней древесины (количество поздних трахеид в % к их общему числу в радиальном ряду слоя) стабильно: в условном контроле (долина р. Лалетина) – около 30%, на границе с городом (долина р. Б. Сынжул) – около 25% (рисунок 4.23). Несмотря на достаточно высокое процентное содержание поздней древесины (по количеству клеток) у проанализированных деревьев пихты, по объему в ежегодном приросте она значительно уступает ранней, т.к. поздние трахеиды имеют меньший радиальный диаметр (таблицы 4.14–4.15).

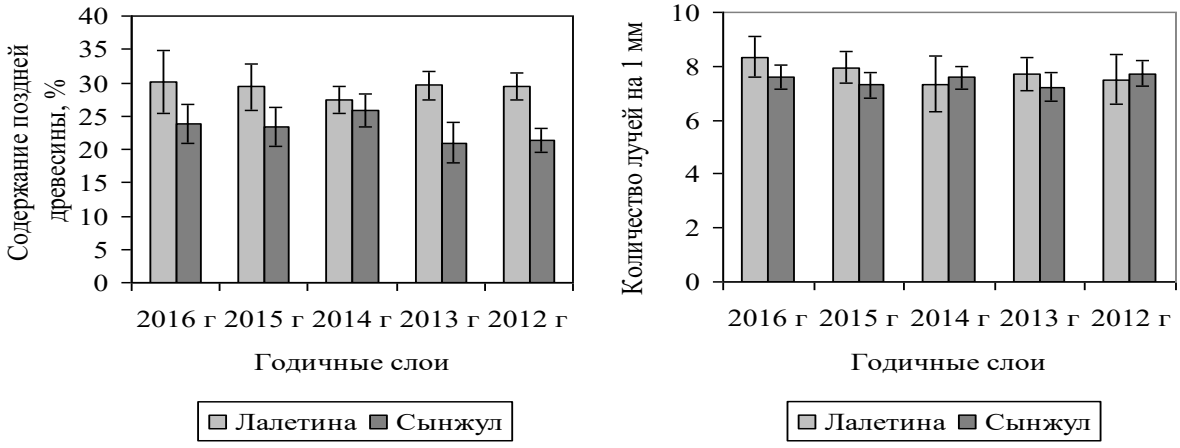


Рисунок 4.23 - Содержание поздней древесины (по количеству клеток, %) и лучевой паренхимы (количество лучей на 1 мм поперечного среза) в годичных слоях пихты сибирской в различных условиях.

Таблица 4.15 - Характеристика ксилемы стволов (2012-2016гг.)

Показатели	Долина р. Лалетина	Долина р. Б. Сынжул
Толщина годичного слоя, мкм/клеток	1434,9 ± 139,2 39,71 ± 3,47	2379,9 ± 194,7 65,11 ± 5,09
Содержание поздней древесины, %	29,16 ± 1,38	23,07 ± 1,19
Содержание лучевой паренхимы (число лучей на 1 мм)	7,76 ± 0,36	7,48 ± 0,21

Таблица 4.16 - Морфологические характеристики типичных ранних и поздних трахеид (средние для 4-х годичных слоев, прилежащих к камбию)

Показатели	Долина р. Лалетина		Долина р. Б. Сынжул	
	Ранние трахеиды	Поздние трахеиды	Ранние трахеиды	Поздние трахеиды
Радиальный диаметр клетки, мкм	48,83 ± 0,53	26,08 ±0,83	47,17 ± 0,43	25,20 ± 0,70
Радиальный диаметр люмена, мкм	42,49 ± 0,54	13,12 ± 0,58	41,34 ± 0,45	12,17 ± 0,48
Тангентальный диаметр клетки, мкм	43,42 ± 0,90	42,18 ± 1,00	42,07 ± 0,63	42,44 ± 0,78
Тангентальный диаметр люмена, мкм	37,15 ± 0,78	27,40 ± 0,92	36,58 ± 0,53	27,38 ± 0,75
Толщина радиальной клеточной стенки, мкм	3,14 ± 0,15	7,35±0,18	2,77 ± 0,08	7,53 ± 0,21
Площадь поперечного сечения клетки, мкм^2	2121,2 ±54,5	1102,4±54,9	1993,9 ± 34,0	1075,6 ± 42,5
Площадь поперечного сечения люмена, мкм^2	1578,2 ±42,7	368,4 ± 24,3	1513,6 ± 22,5	342,6 ± 19,7
Площадь поперечного сечения клеточной стенки, мкм^2	543,0 ± 24,4	734,0 ± 33,6	480,3 ± 14,95	733,0 ± 29,0

Колебания приростов более существенны у деревьев, растущих на границе с городом. Можно предположить, что это обусловлено снижением гомеостаза деревьев вследствие реакции на повышение уровня загрязнения среды (Летопись природы., 2013).

Таким образом, величина годичного прироста деревьев пихты варьирует в зависимости от условий произрастания. Несмотря на достаточно высокое процентное содержание поздней древесины, рассчитанное по количеству клеток, по объему в ежегодном приросте она значительно уступает ранней, так как поздние трахеиды имеют меньший радиальный диаметр по сравнению с ранними. Содержание лучевой паренхимы, выполняющей функции как радиального транспорта, так и запасания питательных веществ, стабильно (в среднем 25-30%), возможно, закреплено генетически. Значения показателя выше, а колебания немного более существенны в разнотравном типе леса (р. Лалетина). В более влажных лесорастительных условиях (крупнотравный тип леса) годичные слои шире даже несмотря на некоторое увеличение уровня загрязнения среды, за счет увеличения ранней части слоя. Очевидно, уровень загрязнения здесь еще не достиг критических для вида величин.

4.8. Химический состав хвои деревьев пихты сибирской

Развитие, функционирование и регуляция живой системы осуществляются путем изменения ее макроструктуры, динамику определяет непостоянство ее состава. Содержание химических элементов в хвое деревьев довольно стабильно и определяется генетически (Стаканов, 1990, Второва, Холопова, 2010). Активность ростовых процессов хвойных в значительной мере определяется состоянием азотного обмена, важная роль принадлежит также соединениям серы (Кретович, 1972, Судачкова, 1977, Little, 1970a, b 1974). Пространственное разделение генеративных ярусов в кроне предполагает специфику структуры и обмена веществ в отдельных частях и органах растения (Сабинин, 1940, Шуляковская, Успенская, 1992).

Содержание азота в хвое. Достоверные связи выявлены между содержанием общего азота в хвое и такими морфологическими показателями побегов, как охвоенность, диаметр, длина хвои, масса хвои тесно коррелирует с содержанием белкового азота (рисунок 4.24). Наблюдались различия по содержанию азота в хвое побегов различной «сексуализации», наибольшая разница отмечена между побегами «женского» и «мужского» ярусов (таблица 4.17).

Таблица 4.17 - Содержание общего азота (мг/г абс. сух. вещества) в хвое второго года у пихты сибирской по вертикальному профилю кроны.

Возраст дерева, лет	Генеративные ярусы		Вегетативный ярус
	женский	мужской	
Разнотравный тип леса			
120	15,33±0,23	10,62±0,19	13,71±0,31
110	14,55±0,21	10,74±0,21	13,80±0,25
126	15,12±0,30	12,99±0,35	14,70±0,23
110	13,08±0,33	8,91±0,42	12,57±0,30
125	14,22±0,40	12,12±0,15	14,07±0,30
126	15,09±0,36	12,54±0,30	14,73±0,28
185	11,80±0,33	12,00±0,36	12,81±0,38
250	10,14±0,36	10,02±0,315	9,87±0,34
В среднем	14,6±0,412	11,33±0,55	13,95±0,41
130	14,49±0,33	13,89±0,26	13,32±0,29
126	14,82±0,23	14,40±0,34	13,98±0,31
120	15,09±0,34	14,61±0,35	13,56±0,31
Крупнотравный тип леса: юго-западный склон			
180	11,44±0,36	12,54±0,39	13,71±0,30
170	11,82±0,30	12,21±0,39	11,56±0,36
190	11,44±0,33	12,33±0,30	13,51±0,29
В среднем	11,51±2,053	13,33±0,446	13,28±0,354
Крупнотравный тип леса: северо-западный склон			
180	16,35±0,21	12,06±0,70	15,63±0,28
170	15,78±0,32	11,44±0,69	15,53±0,36
180	16,05±0,35	11,94±0,30	15,06±0,30
170	16,47±0,30	12,30±0,30	15,24±0,29
В среднем	16,16±0,36	11,94±0,40	15,37±0,34

Варьирование показателей у отдельных деревьев составляло 31,4–33,9%. В разнотравной группе (среднегорье, 520–530м над ур. м., фоновые древостои) у 110-126-летних деревьев максимальное содержание азота отмечено в «женских» побегах и падение в «мужских». Увеличение содержания азота в верхнем, женском ярусе может быть обусловлено обеспечением питания мегастробилов. Возможно, такое распределение является специфичным для данного вида вследствие функциональных потребностей генеративных органов. У деревьев старшего возраста (185–250 лет) различия сглаживаются-за счет увеличения его содержания в вегетативных побегах нижней части кроны, что, вероятно, обусловлено замедлением корне-листовых взаимодействий и преобладанием процессов старения над процессами роста и развития. В крупнотравном типе леса (640–680 м над ур. м., повышенный уровень загрязнения) распределение азота также изменяется: сглаживаются различия между отдельными деревьями (до 15,2-22,9%), у деревьев 120-130 лет его содержание закономерно снижается от женского яруса к вегетативному, тогда как с возрастом (170-190 лет) наблюдается обратная тенденция.

Важным показателем направленности обменных процессов у растений является соотношение фондов белкового и небелкового азота. Исследования показали, что в разнотравном типе леса (фоновые древостои) это соотношение довольно высокое (рисунок 4.25);в мужском генеративном ярусе доля белковой фракции к небелковой (84/14) ниже, чем в женском (92/8) и вегетативном (89/11). У средневозрастных морфологически здоровых деревьев пихты, растущих в среднегорье (крупнотравный тип леса, 640 м над у. м., повышенный уровень загрязнения) в хвое «женского» и вегетативного ярусов-увеличивалась фракция, представленная белками, в «мужском» – напротив, небелковая. Учитывая увеличение содержания в мужском ярусе общего азота, можно предположить, что происходят нарушения обменных процессов и накопление его в минеральной форме.

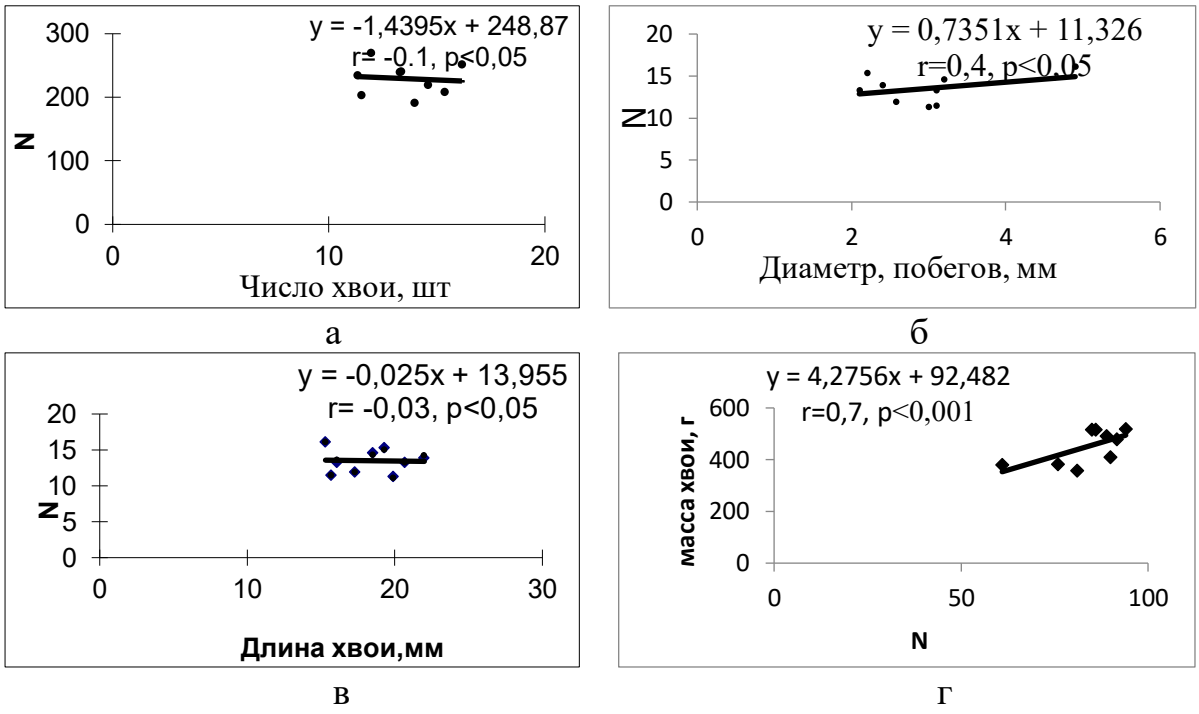


Рисунок 4.24 - Регрессия между содержанием общего азота (N) и охвоенностью побегов (а), диаметром побегов (б), длиной хвои (в), массой хвои, содержанием в хвое белкового азота (г), Восточный Саян.

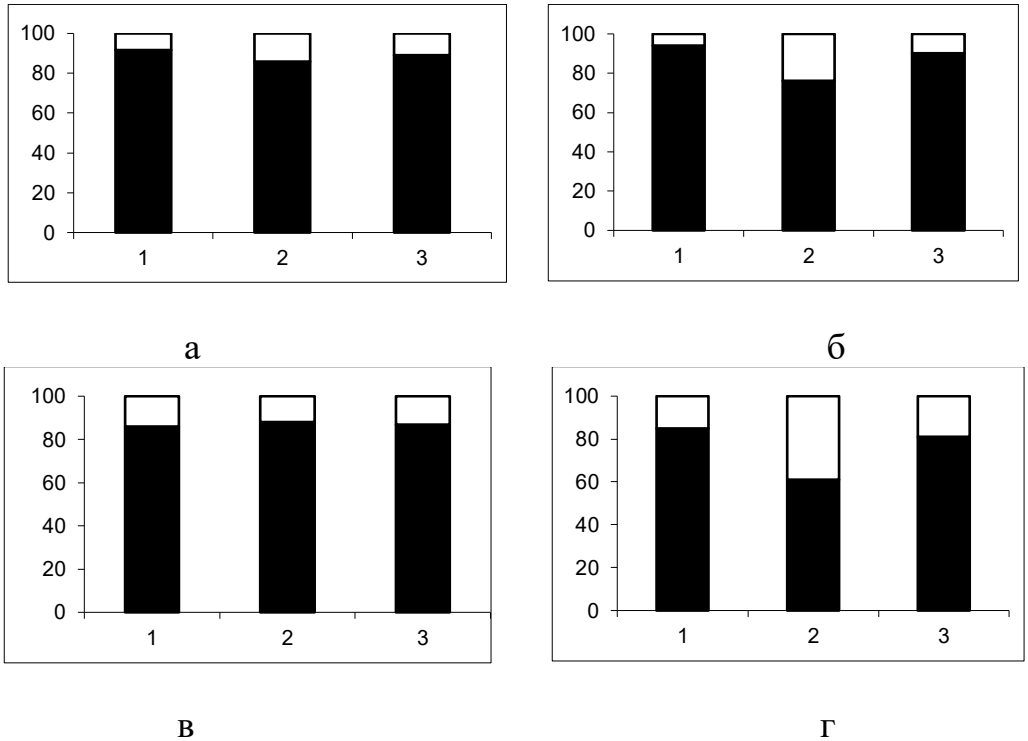


Рисунок 4.25 - Соотношение белковой (■) и небелковой (□) фракций азота (Y), %, Восточный Саян: а – низкогорье, долина р. Лалетина, б – то же, долина р.Б.Сынжул, 120-130 лет, в – верховья р. Калтат, 120-130 лет, г – то же, 170-190 лет: 1– «женские» побеги, 2 – «мужские» побеги, 3 – вегетативные побеги.

У деревьев старшего возраста (170 лет и более) наблюдается снижение содержания белковой фракции в «женском» ярусе, что, возможно, связано с перераспределением азотных метаболитов вследствие нарушения корне-листовых взаимодействий; у усыхающих – отмечается снижение отношения белкового азота к небелковому. Регрессионный анализ выявил увеличение содержания в хвое белкового и уменьшение содержания общего азота ($p \leq 0,05$) с увеличением длины побегов и размеров хвои.

Содержание серы в хвое пихты сибирской в весенний период колеблется в пределах 0.87–1.09 мг/г а.с.м. (таблица 4.17), что не превышает фоновый уровень (Батраева, 1990). В осенний период содержание снижается, очевидно, вследствие вымывания и перераспределения в органах растения. Какие-либо закономерности выявить не удалось, можно отметить лишь некоторое снижение ее содержания в оптимальных условиях произрастания в интенсивно растущих побегах «женского» яруса.

Таблица 4.18 - Содержание общей серы, мг/г а.с.м.

Место произрастания	Содержание общей серы	
	март-апрель	сентябрь
Долина р. Лалетина	1,06±0,02	0,92±0,01
Верховья р. Калтат: юго-западный склон	1,09±0,03	не опр.
Верховья р. Калтат: северо-западный склон	0,87±0,02	0,76±0,02

Определенные закономерности в распределении наблюдаются и для других макро- и микроэлементов (рисунок 4.26). В хвое «женского» генеративного яруса отмечается довольно высокое содержание магния, снижение кальция, накапливаются марганец, железо, никель и медь; в хвое «мужского» генеративного яруса – магний, кальций, цинк; в вегетативном ярусе – медь. В пограничных с городом биоценозах в хвое «женского» яруса снижается содержание магния и цинка, в «мужском», напротив, накапливаются цинк и железо, в вегетативном – магний, медь; снижается накопление биофильного марганца – увеличиваются соотношения Fe/Mn, Cu/Mn (таблица 4.19).

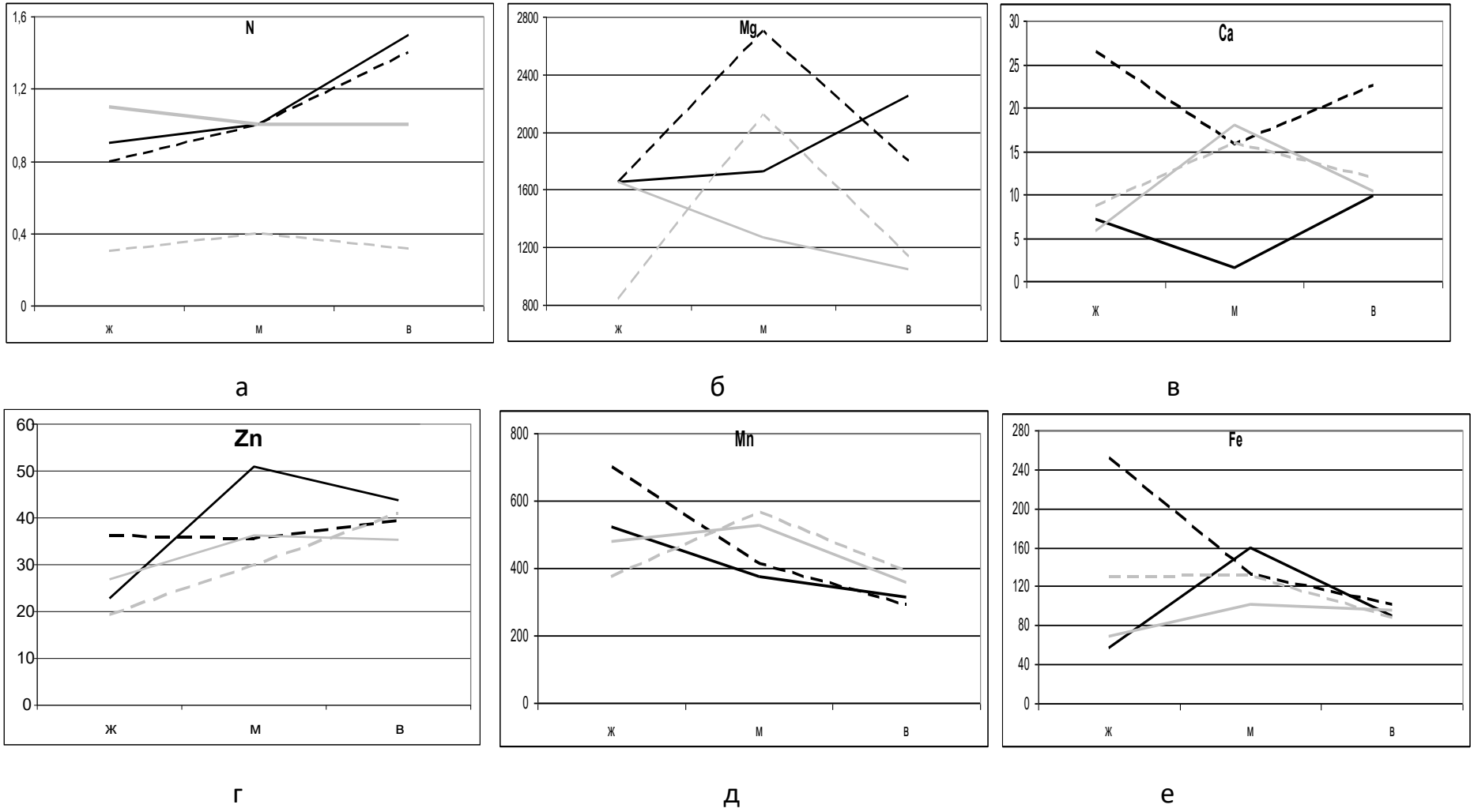
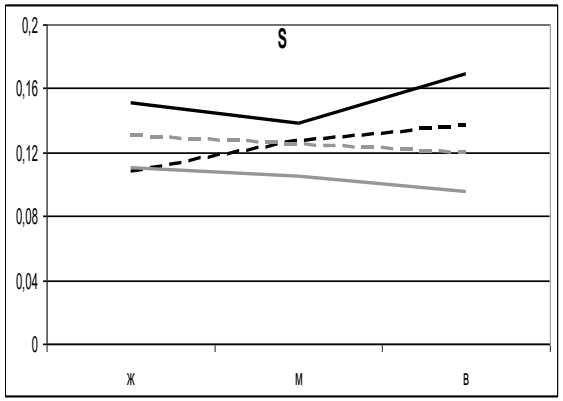
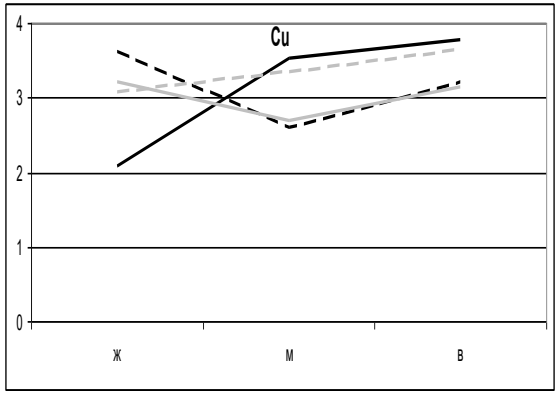


Рисунок 4.26 - Распределение элементов (Y) в кроне деревьев пихты сибирской

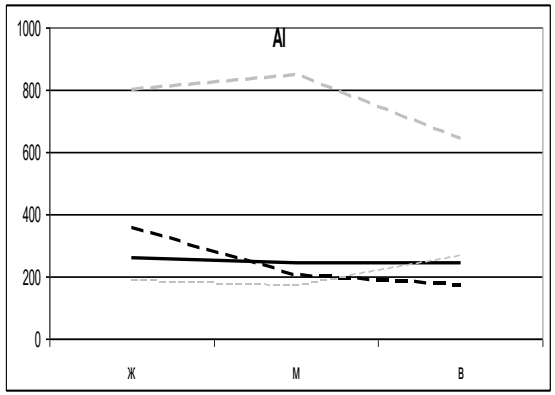
продолжение рис. 4.26



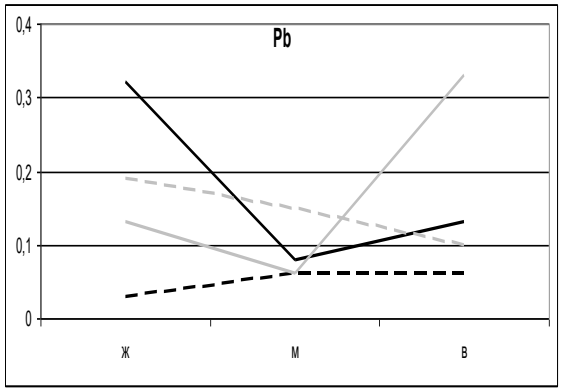
ж



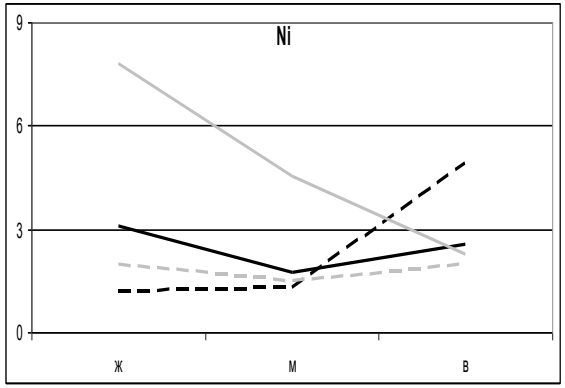
з



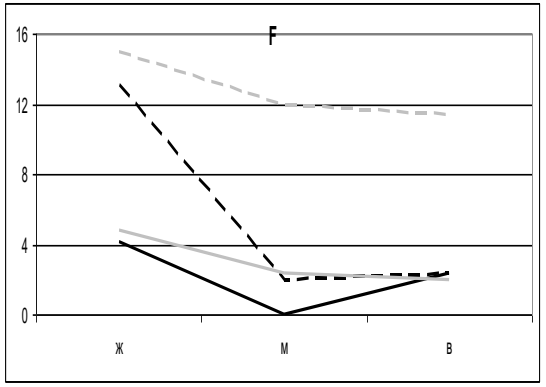
и



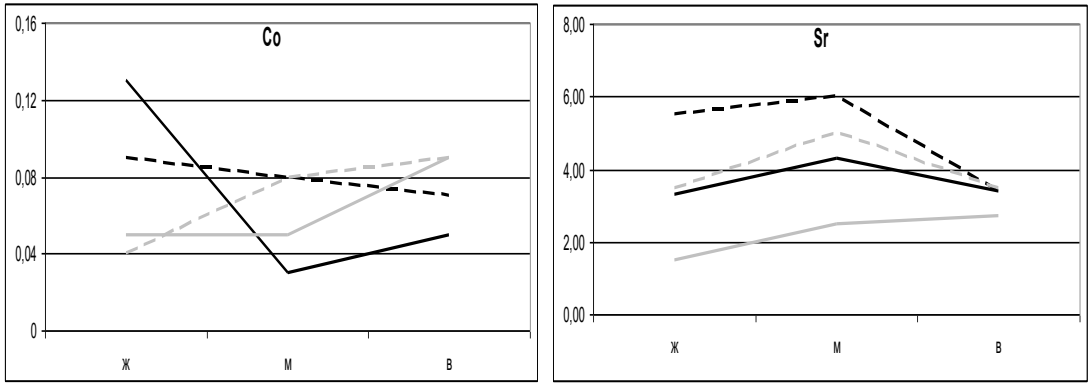
к



л



м



н о

Рисунок 4.26 - Распределение элементов (Y) в кроне деревьев пихты сибирской: а – азот, % с.в., б – Mg, мг/кг, в – Ca,x10^3мг/кг, г – Zn, мг/кг, д – Mn, мг/кг, е – Fe, мг/кг, ж – S, %, з – Cu, мг/кг, и – Al, мг/кг, к – Pb, мг/кг, л – Ni, мг/кг, м – F, мг/кг, н – Co, мг/кг, о – Sr, мг/кг.

Ось X – ж - женский ярус, м - мужской ярус, в – вегетативный ярус,

▬ ▬ ▬-ПП №1 – долина р. Лалетина, пихтарник разнотравный, 500-550м у.м., ▬▬ – ПП № 2-3 долина р. Б.Сынжул, пихтарник крупнотравный, 450-500м у.м., ПП 4-6 ▬▬ долина р. Кемчуг, пихтарник крупнотравный, ▬ ▬ ▬ПП16-19–хр. Кайдынский, то же, 830м у.м.

Таблица 4.19 - Соотношения элементов в хвое пихты сибирской в различных условиях произрастания, Восточный Саян.

№ п/п	Ярусы кроны	S/N	Fe/Mn	F/Ca
п/п № 1	женский	0,10	0,14	0,83
	мужской	0,11	0,19	0,13
	вегетативный	0,10	0,27	-
п/п № 2-3	женский	0,22	0,11	0,41
	мужской	0,14	0,43	-
	вегетативный	0,11	0,31	0,12
п/п № 4-6	женский	0,14	0,36	0,12
	мужской	0,13	0,32	0,13
	вегетативный	0,10	0,35	0,11
п/п № 16-19	женский	0,43	0,35	1,75
	мужской	0,31	0,23	0,75
	вегетативный	0,40	0,23	0,97

Содержание N, S, Mg, Fe, Ca, Al, Zn, F в хвое изменяется при нарушении гомеостаза деревьев (загрязнение – ПП 2-3 и в усыхающих древостоях – ПП 16-19, хр. Кайдынский и верховья руч. Калтат, Восточный Саян). У усыхающих деревьев, помимо резкого падения уровня азота, снижается содержание цинка и магния, изменяются соотношения биофильных и малоподвижных, в т. ч. и токсичных для растения техногенных элементов: F/Al, S/N, F/Ca, Fe/Mn, Cu/Mn, Sr/Ni увеличиваются в 2,5–4,4 раза. Регрессионный анализ показал положительные корреляции по парам железо-кальций, цинк-кальций, хотя они являются антагонистами при усвоении растениями, а также стронций-никель (рисунок 4.27). Выявлены корреляции между показателями и содержанием микроэлементов: диаметром побегов, длиной хвои и содержанием в ней марганца и цинка (рисунок 4.28б-в).

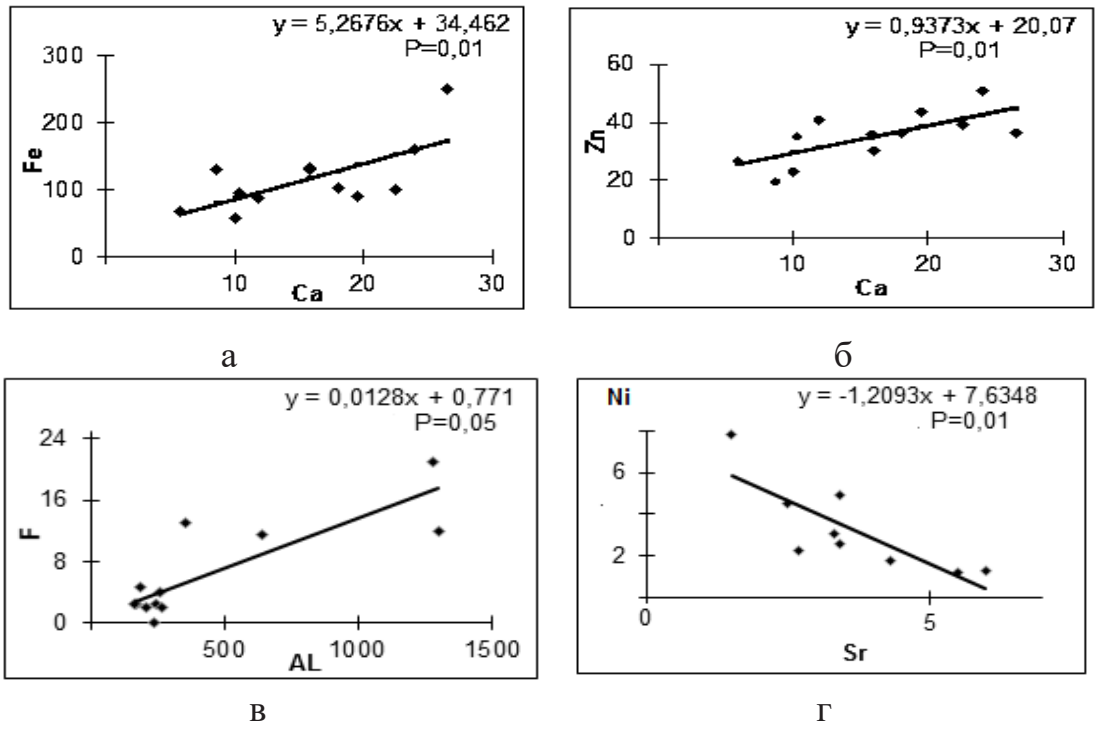


Рисунок 4.27 - Регрессия между содержанием элементов в хвое: а – железо-кальций (Fe-Ca); б–цинк-кальций (Zn-Ca); в–фтор-алюминий (F-Al); г – никель-стронций (Ni-Sr), n = 24.

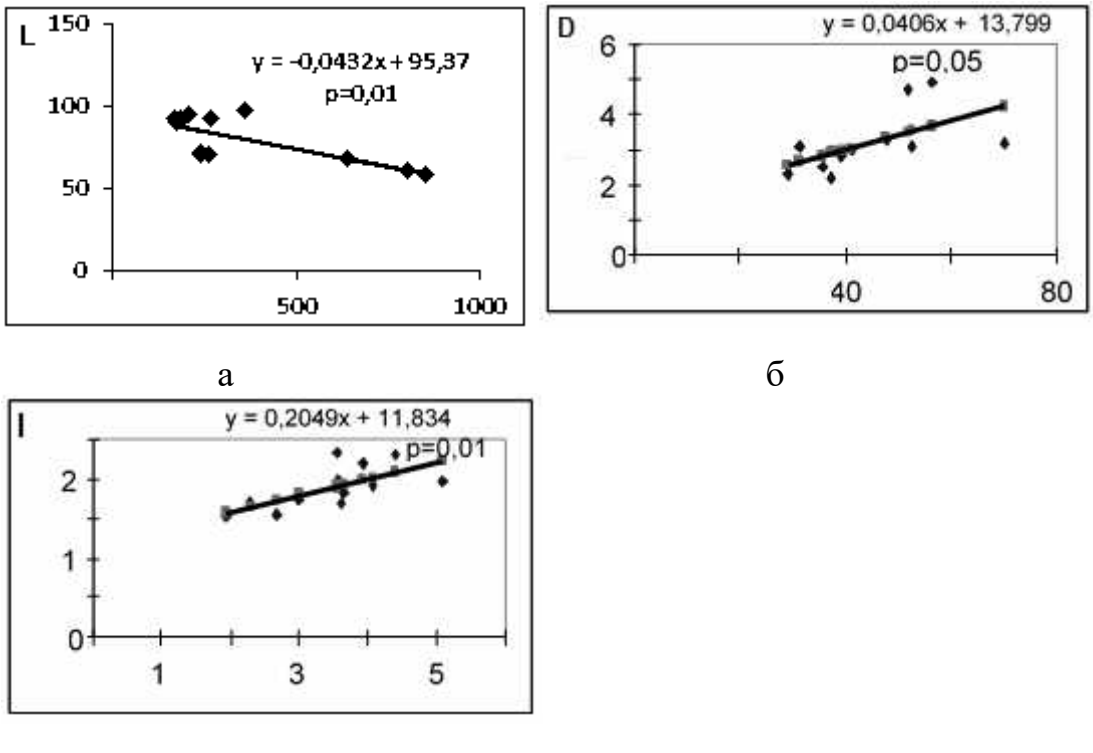


Рисунок 4.28 - Регрессия между содержанием элементов и морфологическими характеристиками: а – жизненное состояние древостоев (L) – содержание в хвое алюминия (ось X), б – диаметр побегов (D) – содержание марганца (X), в – длина хвои (I, см) – содержание цинка (X).

Вероятно, эти биофильные элементы необходимы для ростовых процессов. Индекс состояния древостоев достоверно отрицательно коррелировал только с содержанием в хвое алюминия (рисунок 4.28а).

Детальный анализ содержания азота и серы по оси ствола (по 0,5–2,0 м отрубкам, сентябрь), проведенный в среднегорье Восточного Саяна (верховья руч. Калтат) на модельных деревьях с разной степенью усыхания (170–180 лет, протяженность 0,7 и 6,0 м по оси ствола), показал некоторые особенности распределения по кроне (рисунок 4.29).

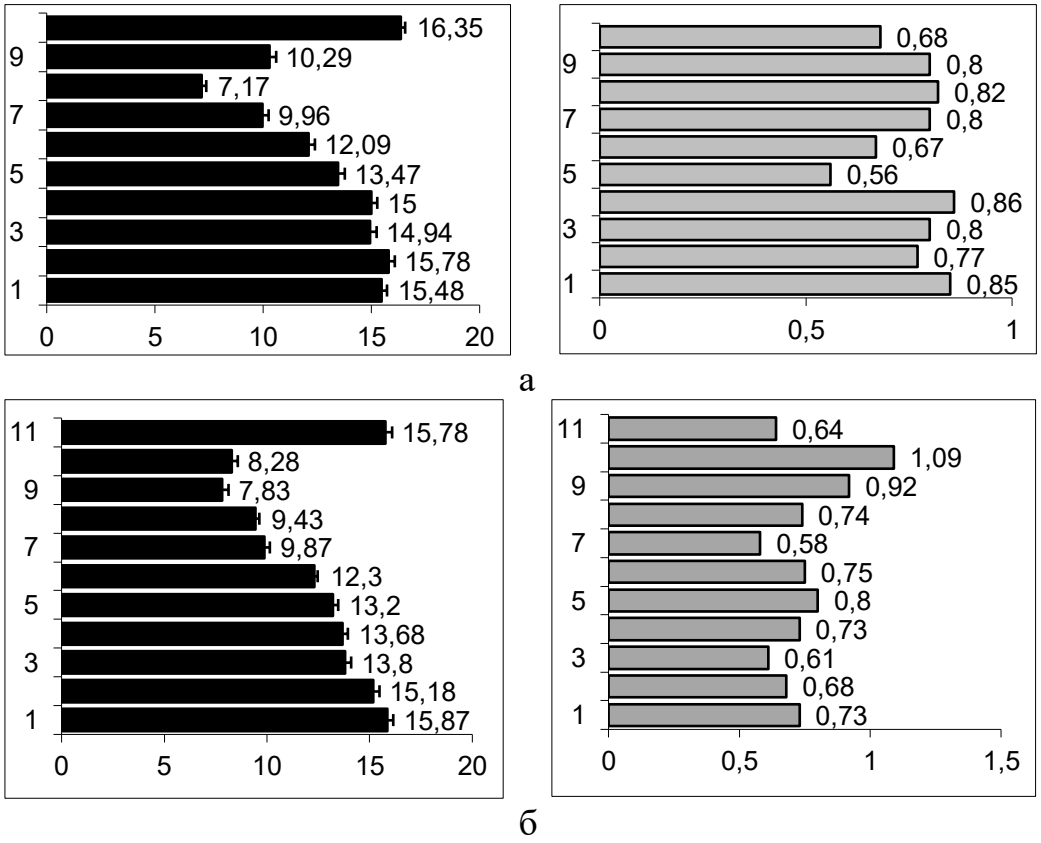


Рисунок 4.29 - Распределение азота и серы по вертикальному профилю кроны модельных деревьев разной степени усыхания: а – протяженность усохшей части 0,7м, б – протяженность усохшей части –6,0м: ■ – азот, ■ – сера, мг/г а.с.в. Ось X – содержание элементов мг/г а.с.в., ось Y – высота взятия образцов в кроне 10-11 – женский ярус, 6-9(10) – мужской ярус, 1-5 – вегетативный ярус.

Максимальным содержанием азота характеризуются побеги верхних (женский ярус) и нижних (вегетативный ярус) мутовок. В подверхушечной части (верхняя граница мужского яруса) содержание азота резко падает, а затем постепенно восстанавливается по направлению к основанию дерева. У

дерева с меньшей протяженностью усохшей части отмечены менее резкие различия содержания азота по кроне. Совершенно иная картина наблюдается в распределении по кроне серы. Низкое ее содержание в верхних мутовках «женского» генеративного яруса увеличивается в подверхушечной (у сильно усыхающего дерева – довольно резко) и нижней (вегетативной) частях крон. В хвое дерева с меньшей протяженностью усохшей части содержание серы в верхней части кроны показывает меньшую амплитуду колебаний; отношение сера/азот увеличивается до 0,11 в «мужском» генеративном ярусе, очевидно, вследствие снижения активности ростовых процессов. У дерева с большей протяженностью усохшей части соотношение увеличивается в нижней части кроны. Очевидно, изменения содержания и соотношений элементов обусловлены нарушением корне-листовых взаимодействий и метаболизма деревьев при усыхании.

4.9. Элементный состав хвои в различных биогеографических районах

Исследования, проведенные в различных частях гор Южной Сибири и Енисейского кряжа, показали незначительное варьирование содержания элементов в хвое различных биогеографических районов. Концентрация зольных элементов в хвое пихты колеблется в пределах 1,7-2,7% на массу абсолютно сухого вещества. Элементный состав хвои деревьев пихты крайне стабилен – ряды накопления отличаются по содержанию только некоторых микроэлементов (в основном последних двух пар), а также фтора. Необходимо отметить, что содержание элементов в хвое деревьев всех исследуемых районов ниже порога токсичности и не превышает величины, установленные для растений фоновых районов Сибири (Гудериан, 1979, Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989, Рожков, Михайлова, 1989, Батраева, 1990, Санина и др., 2004). Исключение составляет ртуть – один из самых опасных токсикантов биосферы, содержание которой резко увеличивалось в хвое усыхающих деревьев пихты Кузнецкого Алатау (превышало фоновое в 4–10 раз).

№ п/п	Район* и высота произрастания, м над ур. м.	Ряд накопления
1-2	Алтай здоровые	N>Ca>Mg>S>Al>Mn>Fe>Zn>F>Cu>Ni>Pb>Co>Cd
3-6	Алтай, усыхающие	N>Ca>Mg>S>Al>Mn>Fe>Zn>F>Cu> Pb> Ni>Cd >Co
7-8	ВС-520	N>Ca>Mg>S>Al>Mn>Fe>Zn>F>Cu>Ni>Pb>Co>Cd
9-10	ВС-480	N>Ca>Mg>S>Al>Mn>Fe>Zn>F>Ni>Cu>Pb>Cd>Co
11-12	ВС-640-680	N>Ca>Mg>S>Al>Mn>Fe>Zn>F>Cu>Ni>Pb>Co>Cd
15	ВС-300	N>Ca>Mg>S>Mn>Al>Fe>Zn>Cu>Ni>F>Pb>Co>Cd
16-17	ЗС-595-700	N>Ca >Mg>S>Al>Mn>Fe>Cu>F>Pb>Cd>Zn=Co
18-19	ЗС-800-850	N>Ca >Mg>S>Al>Mn>Fe>Cu>F>Pb>Cd>Co>Zn
20-21	ЗС-1100-1500	N>Ca>Mg>S>Al>Mn>Fe>Zn>Cu>Ni>F>Co>Pb>Cd
22	ЕК-100	N>Ca>Mg>S>Al>Mn> Fe>Zn>F>Ni>Cu>Pb> Cd >Co
23	КА-850	N>Ca>Mg>S>Al>Mn> Fe>Zn>Cu>F>Pb>Hg>Cd

Примечание – * ВС - Восточный Саян, ЗС - Западный Саян, ЕК - Енисейский кряж, КА- Кузнецкий Алатау.

В сильно поврежденном биоценозе, растущем в непосредственной близости от Белогорского нефелинового рудника, в хвое также отмечалось повышение содержания таких элементов, как мышьяк, кадмий, фтор и сера (таблица 4.20). Эти элементы относятся преимущественно к веществам техногенного происхождения (Михайлова и др., 2010). Мы полагаем, по изменениям соотношений биофильных и техногенных элементов можно судить об основных загрязняющих веществах в конкретном регионе. Накопление токсических веществ свидетельствует о нарушениях обменных процессов, избирательности накопления веществ и, в целом, о нарушении метаболизма деревьев.

Таблица 4.20 - Соотношения концентраций элементов в хвое

№ п/п	S : N	Mn: S	Fe: Mn	Zn:Cd	F: Ca
1	2	3	4	5	6
1-2	4:96	18:82	27:73	99,70:0,30	0,06:99,94
3-6	6:94	17:83	41:59	94,40:5,60	0,13:99,87
7-8	28:72	25:75	18:82	99,76:0,24	0,1:99,9
9-10	12: 88	19:81	26:74	98,89:1,10	0,01:99,99
11-12	7 : 93	27:73	24:76	98,32:1,68	0,05: 99,95
15	9 : 91	27:73	21:79	100:0	0,01:99,99
16-17	6:94	18 : 82	12 : 88	99,77:0,23	0.006 : 99,994
18-19	6:94	24 : 76	8 : 92	99,9:0,12	0.003 : 99.997
20-21	9:91	35 : 65	4 : 94	99,9:0,10	0,013:99,987
22	7 : 93	26:74	20:80	99,96:0,04	0,061:99,939
23	-	-	-	99,7:0,03	-

4.10. Содержание химических элементов в хвое здоровых и усыхающих деревьев (северо-восточный Алтай)

Исследования содержания элементов в экосистемах северо-восточного Алтая, где источники загрязнения удалены на расстояние сотен километров, показали различия содержания в хвое здоровых и усыхающих деревьев азота, кальция, железа, фтора (рисунок 4.30). Необходимо отметить, что изменения затрагивают не только основные элементы питания, но и малоподвижные элементы и токсиканты. Значительно изменялось содержание малоподвижных токсичных элементов (свинец, кадмий, кобальт, фтор). Накопление их у усыхающих деревьев приводит к уменьшению соотношений биофильных и техногенных элементов – Mn/S, Fe/Mn, F/Ca (в 1,1-1,5 раза).

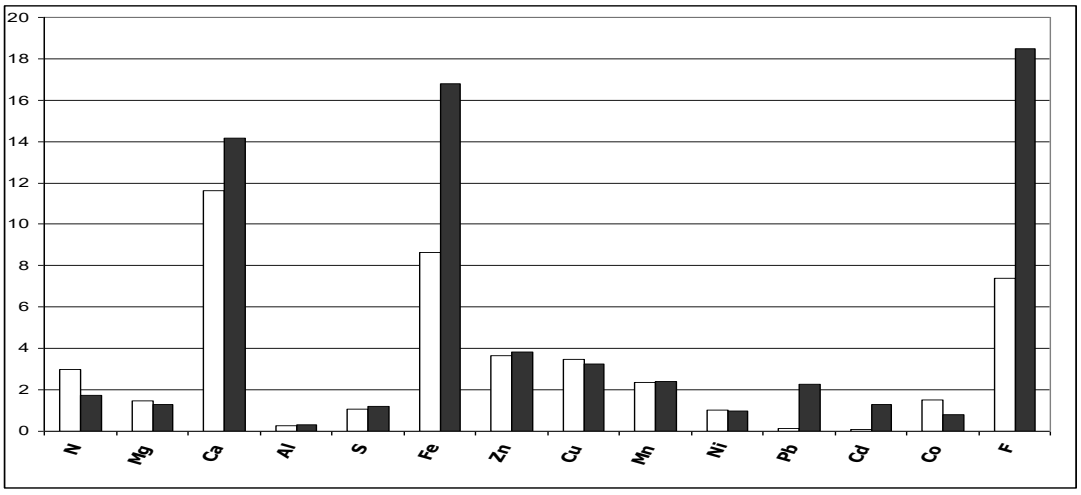


Рисунок 4.30 - Содержание химических элементов (северо-восточный Алтай): □ – здоровые деревья, ■ – усыхающие деревья. Ось Y – содержание элементов: $N_{общ}$, %; S, Al, Ca, Mg (г/кг а.с.в.); Cu, Ni, Pb, F, Fe, Zn, Mn, Cd, Co (мг/кг а.с.в.), ось X: Fe, Zn - x0,1; Mn - x0,01; Cd, Co - x10.

В целом соотношения концентраций элементов в горах Алтая высоко ассоциированы (коэффициент корреляции – r = 0,96), однако линейные зависимости носят разнонаправленный характер. Высокая положительная сопряженность наблюдается между содержанием железа и такими элементами, как марганец, цинк, свинец, кальций, фтор (коэффициент ковариации = 33,1– 225,9), и отрицательная – с содержанием азота, меди, магния (коэффициент ковариации = -2,5– -4,4).

Таким образом, несмотря на то, что элементный состав растений является устойчивым видоспецифическим показателем (Сабинин, 1940, Ильин, 2012), наблюдаются его вариации в зависимости от условий произрастания (биогеографические районы, при повышении уровня загрязнения среды) и состояния деревьев. Изменения содержания элементов по профилю кроны пихты могут быть обусловлены обеспечением функциональных потребностей мега- и микростробилов, питательным статусом деревьев. Акропетальные градиенты азота, серы и магния, очевидно, обеспечивают преимущества в питании побегов верхней части кроны, где при формировании репродуктивного аппарата происходит активный органо- и гистогенез, синтез различных веществ, в том числе ферментов, регулирующих активность обменных

процессов (McDowell et al., 2000). Увеличение содержания в хвое таких биофильных элементов, как магний и цинк, положительно коррелирует с морфометрическими показателями побегов.

4.11. Вегетативное возобновление пихты сибирской (хр. Арадан)

Пихта сибирская - один из немногих хвойных видов, склонных к вегетативному возобновлению. На верхней границе леса, в достаточно влажных районах хр. Хамар-Дабан и северо-восточного Алтая (1500 и 1900–2000 м над ур. м.), пихта формирует стланиковую форму, не имеющую ортотропных стволов. В отличие от кедрового стланика (*Pinus pumila* Rgl.), это исключительно вегетативная форма; образование мега-/микростробилов на пихтовом стланике не наблюдается.

В лесных экосистемах Западного Саяна (хр. Арадан), помимо стланиковой формы, нами впервые для вида отмечен крайне интересный тип возобновления – побеговыми отводками от скелетных ветвей вывалившихся деревьев. Возобновление пихты отводками из нижних мутовок на сырых почвах детально описано Ю. Д. Нухимовской (1971, 1974). Необходимо отметить, что в обследованных нами горных районах Сибири подобный тип возобновления практически не встречался, за исключением высокогорий западного макросклона хр. Арадан (1200 м над ур. м.). Однако вегетативное возобновление здесь достаточно специфическое: некоторые скелетные ветви вывалившихся и лежащих горизонтально ветровальных стволов пихты меняют направление роста на ортотропное (положительный геотропизм) и, в случае достаточно близко расположенной поверхности земли (или моховой подушки), укореняются (рисунок 4.31). У растущих живых деревьев укоренение ветвей нижних мутовок нами не наблюдалось.



Рисунок 4.31 - Вегетативное возобновление стволовыми отводками в высокогорье хр. Арадан: а, в – начальная стадия, гравитропический изгиб скелетных ветвей поваленного дерева (а) и укоренение скелетной ветви (в), (стрелки); б, г – линейное расположение подроста пихты сибирской вдоль ствола, из укоренившихся скелетных ветвей.

Со временем материнский ствол дерева разлагается. Массовое возобновление такого рода отмечено только на склонах хр. Арадан, в оптимальных для пихты условиях произрастания (кедровнике чернично-мшистом). Деревья пихты здесь часто имеют все признаки порослевого происхождения: саблеобразный изгиб ствола у основания (что объясняется первоначально плагиотропным их ростом), линейное расположение (поскольку возобновляются от мутовок вдоль ствола), раннее прекращение роста в высоту. Большая часть таких деревьев погибает, не достигнув высоты 2-3м; формирования генеративных структур у них на данный момент не обнаружено. Вероятно, они способны к половой репродукции по достижении определенного возраста, однако этот вопрос требует дальнейших исследований.

4.12. Обсуждение результатов исследований

Согласно основам функциональной конвергенции, структура, физиология, фенология растений определяются условиями среды (Walter, 1931, Assmann, 1970). Форма и размер кроны деревьев рассматриваются как результат приспособления к условиям среды для максимального использования ресурсов, определяемый внутри- и межвидовыми взаимодействиями в древостое, где различные виды вынуждены приспосабливать свою структуру для конкуренции за ресурсы (Pretzsch, 2009). Видоспецифические биологические особенности строения кроны пихты сибирской обусловлены приспособлением к условиям произрастания; крона дифференцирована – побеги, несущие микро- и мегастробилы, вегетативные различаются по локализации, морфологическим и анатомическим показателям, химическому (элементному) составу хвои. Различия эти определяются, очевидно, их функциональной ролью. Характер изменения морфометрических признаков побегов позволяет предположить, что определенное влияние оказывают питательный статус побегов/деревьев и условия произрастания. Для пихты бальзамической показано уменьшение размеров и массы хвои в зависимости от интенсивности семеношения (Morris, 1951, Silvertown, Dodd, 1999); мы таких зависимостей не наблюдали, хотя, возможно, этот вопрос требует дальнейших исследований. Биометрические показатели метамеров побегов довольно слабо коррелируют между собой. Особенности морфогенеза побегов в большинстве случаев обусловливают отсутствие значимых корреляций между биометрическими показателями.

Одним из механизмов, определяющих реализацию репродуктивных функций у пихты сибирской, является такой видоспецифичный признак, как вертикальная дифференциация кроны с четким разделением генеративных ярусов. Показано, что у других хвойных, например сосны, в пределах мужского генеративного яруса может присутствовать до 7,7% женских побегов, наблюдаются также реверсии пола побегов (переход мужских в женские, женских – в ростовые) (Некрасова, 1960). При проведении настоящих исследований у деревьев пихты сибирской таких явлений не отмечено. С

началом репродуктивной фазы «сексуализация» побегов в кроне (сверху вниз) четко изменяется в направлении «женские» – «мужские» – вегетативные. Некоторые отклонения от этой закономерности отмечены только в суровых условиях высокогорья (субальпийские биоценозы), где размеры деревьев резко уменьшаются и строгая дифференциация кроны на генеративные ярусы отсутствует. Тем не менее даже в этих условиях мегастробилы образуются исключительно в верхней части кроны, микростробилы — ниже, реверсий не наблюдалось.

Дифференциация кроны на ярусы обусловлена, возможно, в том числе и адаптацией вида к условиям существования, что позволяет поддерживать генетическое разнообразие популяций пихты. Особенности условий произрастания (преимущественно влажные горные районы, где складываются не слишком благоприятные условия для разлета пыльцы и перекрестного опыления) определяют верхушечное положение «женского» генеративного яруса и значительную протяженность «мужского» генеративного, что обеспечивает обилие пыльцы. Учитывая наличие в горных лесах вихреобразных движений воздуха, искривлений линий тока и возникновения местных склоновых и дополнительных ветров, в частности восходящих фенов (Протопопов, 1975, Хромов, 1983), пирамидальная форма кроны обеспечивает шероховатость и изреженность полога, большую скорость ветра в верхней его части, где сосредоточены женские шишки, а следовательно, и большую вероятность попадания на нуцеллус семяпочки пыльцы других деревьев и, тем самым, снижение частоты самоопыления.

Специфика строения кроны и интенсивность ростовых процессов определяют морфологию побегов и распределение содержания биофильных элементов по кроне в хвое. Несмотря на известную генетическую закрепленность элементного состава растений (Сабинин, 1940, Ильин, 2012), настоящие исследования показали, что распределение и состав веществ у пихты несколько варьируют по ярусам кроны. У древесных растений установлено существование как базипетального, так и акропетального распределения

химических веществ (Ильина, 1987, Тулус, Тамм, 1990, Второва, Холопова, 2010). Предполагается, что различия содержания питательных веществ верхней и нижней частей кроны могут определяться как условиями освещения крон (Mead, 1984, Poorter et al., 2003), так и питательным статусом деревьев (Finer, 1994). Акропетальные градиенты азота, серы и магния обеспечивают преимущества в питании побегов верхней части кроны, где при формировании репродуктивного аппарата происходит активный органо- и гистогенез, синтез различных веществ, в том числе ферментов, регулирующих активность обменных процессов (McDowell et al., 2000). Наличие этих градиентов является, очевидно, видоспецифической особенностью пихты сибирской.

В морфоструктуре кроны пихты проявляется репродуктивная стратегия вида – обеспечить максимально возможное число потомков, что при ограниченной протяженности женского генеративного яруса (1,5–2,0, редко 3,0м по кроне дерева) достигается благодаря количественным показателям репродуктивных структур, высокой семенной продуктивности шишек, особенностям развития генеративных почек, увеличению числа шишек, развивающихся из одной почки, локализации генеративных ярусов, распределению элементов питания по кроне. Многоклеточные организмы формируются в результате циклического морфогенеза, основным условием и способом нормального функционирования является мультипликация структур (Нотов, 1999, Harper, 1977). Регулятором морфогенеза при этом является геном; матричная структура передачи генетической информации основана на последующей мультипликации клеток. Протяженность «женского» генеративного яруса у пихты ограничена в силу генетических особенностей строения кроны. Умножение шишек увеличивает количество потомков и, тем самым, повышается надежность системы размножения.

Повреждение деревьев в результате техногенного загрязнения, как правило, диагностируют по накоплению поллютантов и изменениям химического состава хвои (Лесные экосистемы…, 1990, Koev, 1997, Михайлова и др., 2010). Флуктуации содержания химических элементов в хвое пихты

сибирской наблюдаются в различных биогеографических районах Сибири, при этом содержание техногенных элементов практически везде ниже порога токсичности и не превышает величины, установленные для фоновых районов (Санина и др., 2004). Некоторое увеличение нормального уровня серы, установленного для данного вида (0,12%), наблюдалось лишь в хвое деревьев пихты в древостоях хр. Хамар-Дабан и отрогов Восточного Саяна (пригородная часть национального парка «Красноярские Столбы»), ртути – в горах Кузнецкого Алатау; отмечены изменения рядов накопления элементов в хвое (Третьякова и др., 1996, Массель, Швец, 1989, Бажина и др., 2013, Бажина, 2018а, б).

Исследования показали, что в отличие от северотаежных экосистем, где градиент загрязнения падает вниз по склону (Лесные экосистемы..., 1990), в низкогорных экосистемах Сибири уменьшение содержания в хвое пихты отмечено только для кадмия и никеля. Очевидно, резко проявляющиеся климатические изменения и орографический фактор, определяющий движение воздушных масс в горах, оказывают существенное влияние на перераспределение и выпадение осадков с содержащимися в них токсикантами и, соответственно, на состояние растительности.

Настоящие исследования выявили негативную зависимость между индексом жизненного состояния древостоев и содержанием в хвое пихты алюминия; у усыхающих деревьев также наблюдается резкое падение содержания азота. Вероятно, изменения содержания основных питательных элементов, соотношений техногенных и биофильных элементов, рядов их накопления и перераспределение по профилю кроны вызваны нарушениями метаболизма. Эти изменения могут спровоцировать у деревьев пихты, крайне чувствительной к загрязнению среды, несбалансированные взаимодействия и химические стрессы даже при низком уровне загрязнения (Антипов, Болотов, 1977, Третьякова и др., 1996, Бажина, 2018а). Сбои в работе защитных систем и повреждения деревьев могут происходить как за счет прямых воздействий токсикантов, так и за счет повышения восприимчивости к воздействию биотических и абиотических факторов, характерных для конкретных условий.

Элементный состав хвои деревьев определяется доступностью элементов из почвенных растворов. Однако анализ почвы и подстилки (Сторожев и др., 2008), собранных в нарушенных лесных экосистемах Кузнецкого Алатау (ПП 5-10), выявил значимые ($p \leq 0,05$) корреляции с хвоей пихты только для мышьяка ($r = - 0.97$). Несмотря на накопление в почве верхних частей гор кадмия – до 0.83 мг/ кг, свинца – до 40.34 мг/кг, серы – до уровней, превышающих фоновые (15,12мг/кг), концентрации их в хвое не увеличиваются, очевидно, вследствие избирательности поглощения (коэффициенты корреляции – $r = 0,90\text{-}0,92$, $p \leq 0,05$). Ранее показано (Санина и др., 2004), что при загрязнении среды тяжелыми металлами (Zn, Cu, Pb, Cd) в хвое пихты сибирской наблюдалось преимущественное накопление меди (коэффициент биологического поглощения – 1,5–13,0).

Для сохранения метаболически благоприятных концентраций химических элементов у растений работает защитная система:адсорбция ионов клеточными стенками, хелатирование и комплексирование избыточных ионов и пр. (Gostin, 2010). Система дает сбой только при значительном поступлении токсичных веществ: они начинают накапливаться в растениях, вызывая трансформацию соотношений биофильных и техногенных элементов, качественные различия в процессах синтеза и обмена веществ, изменяя физиологические процессы, ферментативную активность, структуру ДНК. Вероятно, при данном уровне загрязнения защитные механизмы успешно работают. Исследования показали, что показатели ксилемы стволов характеризуют преимущественно лесорастительные условия и не отражают реакции деревьев на повышение концентраций элементов. Показано, что влажность места произрастания (как почвенная, так и количество выпадающих осадков) влияет как на ширину годичного слоя, так и на размеры слагающих его клеток (Антонова и др., 2000). Исследования выявили, что в более влажных условиях (крупнотравный тип леса) годичные слои у пихты шире, преимущественно за счет увеличения ранней части слоя. Очевидно, прирост деревьев и морфологические показатели ксилемы стволов (и побегов) пихты

неправомерно использовать при оценке влияния загрязнения (Gottardini et al., 2016). О неблагополучии деревьев свидетельствуют наличие в древесине травматических смоляных ходов и такие морфологические характеристики, как длина, ширина и площадь центрального цилиндра хвои.

Сбоем защитных систем дерева при нарушении гомеостаза может быть вызвано изменение рядов накопления и соотношений биофильных/ техногенных элементов в ассимиляционной массе (Санина и др., 2004, Schleppi et al., 2000). В хвое усыхающих деревьев пихты белой (*A. alba* Mill.) также наблюдалось накопление хлора, азота, фосфора, снижение содержания кальция по сравнению со здоровыми деревьями, что связывают с преждевременным старением и увеличением водного дефицита (Landmann et al., 1987). О развитии деструктивных процессов свидетельствует и увеличение содержания минеральной формы азота в зоне усыхания дерева (в побегах мужского генеративного яруса). Известно, что активность ростовых процессов хвойных в значительной мере определяется состоянием азотного обмена (Кретович, 1972). Экспериментальные исследования (Сергейчик, 1988) показали, что у неустойчивых к загрязнению воздуха видов древесных растений нарушаются процессы синтеза белков и накапливается значительное количество минерального азота, что отрицательно сказывается на их росте и развитии. Ингибирование синтеза и ускорение распада белков особенно выражено у усыхающих от токсических газов хвойных деревьев (Михайлова, 1997). В то же время, повышенное содержание белкового азота и увеличение массы хвои побегов «женского» яруса у усыхающих деревьев может быть связано с их устойчивостью. Возможно, биологический механизм защиты у пихты наиболее активно проявляется в интенсивно растущих побегах, несущих мегастробилы.

Изменения метаболизма деревьев пихты сибирской в условиях стресса настолько глубокие, что приводят к дисбалансу элементного состава хвои. Элементный состав растений зависит не только от экологического (ландшафтно-геохимического), но и от генетического, определяющего биогеохимическую специализацию фактора. При повышении концентраций

элементов в среде физиологические барьеры - разнообразные защитные системы обеспечивают гомеостаз концентраций химических элементов и особенно тяжелых металлов внутри клеток растений (Ковальский, 1991, Gostin, 2010). Содержание элементов в хвое пихты всех обследованных районов ниже уровня токсичности (Гудериан, 1979, Рожков, Михайлова, 1989, Батраева, 1990), что свидетельствует о наличии резерва хемотолерантности. Тем не менее в тканях усыхающих деревьев накапливаются азот, сульфаты и ртуть, изменяются соотношения Mn/S, Fe/Mn, F/Ca (Бажина, 2017, 2018).

Нарушения состояния пихты сибирской проявляются на всех уровнях организации – от биоценотического до клеточного (Вернадский, 1968). Визуальные морфологические изменения крон (усыхание побегов и хвои, утрата геотропической реакции ветвей, изменения формы кроны) наиболее заметны. Форма и размер кроны деревьев обусловлены генетически, однако реализация генетического потенциала определяется как абиотическими факторами, так и внутри- и межвидовыми взаимодействиями в древостое, где различные виды вынуждены приспосабливать свою структуру для конкуренции за ресурсы (Gilmore, Seymour, 1997, Pretzsch, 2009). Это дает возможность использования морфологии древесных растений при оценке их жизненного состояния (Алексеев, 1989, Oldemann, 1990, Roloff, 2001, Korol, Gadow, 2019). Так, биомаркером нарушения гомеостаза *A. alba* служит усыхание кроны - появление «аистова гнезда» (Neger, 1908, Leibunndgut, 1974, Kandler, 1993). Усыхание деревьев пихты сибирской в разных частях гор Южной Сибири, за исключением деревьев, погибших от энтомовредителей (усач, полиграф), происходит, как правило, по «подверхушечному» типу – первоначально зона усыхания (1–2 мутовки) локализуется под вершиной (в переходной зоне «женского» генеративного яруса к «мужскому»); у ослабленных деревьев нарушается геотропическая реакция (утрачивается плагиотропизм скелетных ветвей), изменяется габитус – форма кроны становится полакучей.

Габитус растения формируется в результате реализации его морфогенетической программы в конкретных условиях среды (Уоринг, Филипс,

1984). В силу прикрепленного образа жизни растения оказываются крайне чувствительны к действию гравитации, как наиболее поляризованному фактору, определяющему физиологию и развитие (Синнот, 1963, Меркис, 1990). Современные исследования подтверждают молекулярную интерпретацию гипотезы крахмала-статолита: формирование молекулярной полярности вызвано движением органелл (Chen et al., 2023). Приспособления к гравитационному вектору у растений происходили в направлении развития укрепления опорной конструкции для лучшего сопротивления и наиболее выгодного положения (Раздорский, 1949). У лесных древесных видов выработались компенсаторные поддерживающие структуры, обеспечивающие вертикальное направление главной оси (отрицательный геотропизм) и полярность признаков – асимметричность роста тканей древесины веток и листового аппарата, распределение фитогормонов (Heslop-Harrison, 1959, Larsen, 1962, Plant gravitational..., 1984).

Опыты с геоиндукцией, в том числе и у представителей сем. *Pinaceae* показали различия интенсивности реакции не только у разных видов, но и у особей одного вида, что позволило предположить определяющую роль внутреннего состояния организма в реакции на геотропическое раздражение (Bode, 1959, Минина, Третьякова, 1983). У древесных сохранение направления роста ветвей от оси ствола обеспечивает формирование «креневой» древесины, возможно, что нарушения метаболизма вследствие ослабления дерева приводят к нарушениям ее формирования. Нарушения процессов развития и увеличение угла отхождения ветвей от оси ствола в усохшей части кроны деревьев пихты и ниже по стволу приводят к изменению габитуса дерева – форма кроны из узкопирамидальной, характерной для данного вида, становится плакучей.

Необходимо отметить, что утрата геотропической реакции ветвей в нижней половине кроны отмечена не только у усыхающих деревьев в нарушенных (реже до 2/3 общей протяженности) верхних поясах гор, но также и в неподверженных усыханию равнинных и низкогорных биоценозах – у деревьев, в значительной степени пораженных ржавчинным раком либо старше

260-280 лет (Бажина, 2005, 2018). Известно, что предельный возраст пихты составляет около 300 лет, в условиях влажного климата гор Южной Сибири она редко доживает до 220-260 (Фалалеев, 1982). Очевидно, нарушение гомеостаза, независимо от причины (в т.ч. при старении, ослаблении болезнями), нарушает способности дерева сопротивляться гравитации, что и определяет утрату плагиотропизма скелетных ветвей и изменения габитуса (плакучая форма кроны).

Изменения биометрических побегов и хвои, которые определяются их анатомическими особенностями, зачастую носят разнонаправленный характер и могут отражать экологическую ситуацию лишь до некоторой степени. Увеличение площади повреждения хвои, уменьшение биометрических показателей при одновременном увеличении площади смоляных ходов, наблюдаемые в пограничных с г. Красноярском древостоях, вероятно, является реакцией деревьев на некоторое повышение здесь уровня загрязнения среды, что подтверждается не только химическими показателями (накопление в снежном покрове), но и биоиндикационными и биохимическими исследованиями (Коловский, Бучельников, 2001, Зубарева и др., 2001, Летопись…, 2001-2019, Бажина и др., 2018а). Вместе с тем, у деревьев пихты здесь не наблюдается значительного снижения продолжительности жизни хвои и охвоенности побегов, подобных тем, которые наблюдались в зоне промышленного загрязнения в Южном Прибайкалье (Тараканов и др., 1987). Определенно вычленить влияние загрязнения на функционирование дерева достаточно сложно в силу комплексного характера и неспецифичности ответа морфологических показателей на изменение условий произрастания. Можно предположить, что уровень загрязнения среды еще не достиг тех критических значений, когда негативное воздействие приводит к значительным изменениям биометрических характеристик. Аналогичная ситуация наблюдается у представителей р. *Picea* – ели обыкновенной (*P. abies* (L.) Karst.) и ели сибирской (*P. obovata* Ledeb.), произрастающих в зоне влияния Архангельской промышленной агломерации (Прожерина, 2001).

Для растений открытого грунта при изменении параметров физико-географической среды основное значение обычно имеют климатические факторы, большую роль играют также биотические взаимодействия. Характер изменения природно-климатических факторов обусловливает специфику адаптации растений к новым условиям существования (Мамаев, 1993). Известно, что на пределе нормы реакции организма (загрязнение, границы ареала и пр.) лимитирующее действие внешних факторов через систему метаболизма приводит к резкому снижению продуктивности (Судачкова, 1977). Несомненно, что специфический характер усыхания пихты сибирской, нарушения ростовых и метаболических процессов, прежде всего в побегах «мужского» генеративного яруса, приводят к нарушениям процессов половой репродукции у усыхающих деревьев.

Таким образом, анализ результатов морфологических исследований кроны в различных экологических условиях позволяет сделать следующие **выводы**:

1. Строение и онтогенез кроны пихты сибирской одинаковы практически во всех условиях произрастания: крона – узкопирамидальная, за исключением самых верхних частей горных систем, где она представлена стланиковой формой, резко дифференцирована на генеративные и вегетативный ярусы.

2. Локализация побегов, несущих стробилы, и «вегетативных» побегов в кроне деревьев определяется определенными закономерностями, обусловленными, очевидно, генетическими особенностями вида. На всех уровнях организации кроны: в архитектуре (плагио- и диагеотропизм ветвей), морфоструктуре (дорсовентральность тканей и органов побегов, локализация репродуктивных органов в кроне дерева и на побеге), физиологических процессах проявляется реакция на гравитационный вектор.

3. «Генеративные» и «вегетативные» побеги пихты сибирской дифференцированы и различаются по морфологии и ростовой активности, что обусловлено их функциональной ролью, биометрические показатели в большей или меньшей степени скоррелированы между собой. Морфолого-анатомические показатели хвои генеративных и вегетативных побегов (абсолютные и

относительные) достоверно различаются: максимальной длиной хвои характеризуются вегетативные побеги, тогда как ширина, толщина и площадь поперечного сечения, площадь первичной коры, площадь центрального цилиндра, площадь проводящего пучка и площадь смоляного хода больше у хвои побегов, несущих мегастробилы.

4. Пространственное разделение генеративных и вегетативного ярусов в кроне обусловливает специфику обмена основных структурных и питательных веществ, обусловленную обеспечением их функциональных потребностей: наблюдаются акропетальные градиенты азота, серы и магния, накопление в хвое генеративных ярусов марганца, никеля, кальция и цинка, в вегетативном ярусе – меди. У деревьев старшего возраста различия по содержанию азота, а также серы сглаживаются за счет увеличения их содержания в побегах вегетативного яруса нижней части кроны. Содержание общего азота в хвое коррелирует с морфологическими показателями побегов (охвоенность, диаметр, длина хвои), белкового азота – с массой хвои.

5. Ухудшение состояния деревьев, независимо от причины (в т.ч. при старении и ослаблении болезнями), приводит, прежде всего, к утрате способности к сопротивлению гравитации. Такой характерный признак, как увеличение угла отхождения ветвей от оси ствола, можно рекомендовать использовать как биомаркер нарушения гомеостаза деревьев пихты.

6. Анатомо-морфологические показатели ксилемы стволов и хвои варьируют в зависимости от условий произрастания и состояния деревьев. Годичный прирост дерева неправомерно использовать при оценке влияния загрязнения на состояние деревьев.

7. Изменения элементного состава хвои определяются условиями произрастания, состоянием деревьев (загрязнение, питательный статус), «сексуализацией» побегов. При действии стресса нарушения метаболизма вызывают изменения рядов накопления и соотношений техногенных и биофильных элементов в хвое. Низкое содержание техногенных элементов в

обследованных биоценозах (в основном не превышает критических значений) свидетельствует об имеющемся у вида резерве хемотолерантности.

8. В горах хр. Арадан на сырых почвах у ветровальных деревьев впервые для гор Южной Сибири описано интенсивное вегетативное возобновление пихты отводками скелетных ветвей.

ГЛАВА 5. РАЗВИТИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧЕК, МИКРО- И МЕГАСПОРОГЕНЕЗ

Генеративные почки у пихты сибирской заключены в кроющие чешуи; мужские закладываются в тканях нижней стороны побега, женские (как правило – по две на побег) – строго в тканях верхней стороны. Мужские генеративные почки у видов р. *Abies*, как и у представителей родов *Cedrus, Larix, Picea, Pinus* и *Pseudotsuga*, развиваются из меристемы с обособлением инициальных клеток, которые делятся и формируют внутренний археспорий и наружный эпидермис (Fagerland, 1961, 1971). На годичном побеге в зависимости от условий произрастания, положения побега в кроне, условий года развития может закладываться 7–27(38) мужских почек, часть из которых (9,5-50,0%, ближе к апексу побега) останавливае/ются в развитии на ранних этапах и засмоляется (таблица 5.1, рисунки 4.10в-г).

Таблица 5.1 - Число микростробилов на годичном побеге (1989-2005гг.), числитель – средние значения, шт., знаменатель – коэффициент вариации, %,

Год	Развитых	Недоразвитых	Общее	Развитых	Недоразвитых	Общее
1	2	3	4	5	6	7
Побережье оз. Байкал (низкогорье)				Хр. Хамар-Дабан (верхний пояс)		
3-5 км от БЦБК				110-115 км от БЦБК		
1989	15+0,5 78,9	4+0,5 21,1	19+0,5 3,2	16+0,5 59,3	11+0,3 40,7	27+0,4 2,5
1990	13+0,5 78,6	1+0,2 21,4	14+0,5 5,2	10+0,6 66,7	5+0,5 33,3	16+0,6 10,9
1991	16+0,1 68,2	3+0,1 31,8	19+0,1 3,0	10+0,7 58,8	7+0,5 41,2	17+0,3 10,5
1992	6+0,3 42,9	8+0,8 57,1	14+0,5 10,2	7+0,3 50,0	7+0,5 50,0	14+0,7 8,9
1993	10+0,3 76,9	3+0,3 31,8	13+0,7 15,2	130-135 км от БЦБК		
10-15 км от БЦБК						
1990	20+0,8 80,0	5+0,4 20,0	25+0,9 10,3	16+0,5 72,7	6+0,4 27,3	21+0,8 9,9
1991	12+0,5 63,2	7+0,7 36,8	19+0,6 9,8	6+0,3 46,2	7+0,3 53,8	14+0,5 12,8
1992	5+0,3 33,3	11+0,5 67,7	15+0,5 12,5	6+0,5 40,0	9+0,7 60,0	13+0,6 16,7

продолжение таблицы 5.1

1	2	3	4	5	6	7
1993	10+0,7 71,4	4+0,3 28,6	14+0,7 18,6	8+0,6 54,5	5+0,5 45,5	11+0,3 25,2
1994	9+0,9 60,0	5+0,6 40,0	15+0,5	10+0,6 53,3	7+0,5 46,7	15+0,3
1995	6+0,8 54,5	5+0,6 45,5	11+0,3	5+0,8 45,5	6+0,5 54,5	11+0,5
70-75 км от БЦБК						
1990	21+2,1 80,8	5+0,8 19,2	26+2,2 50,3			
1991	12+1,6 75,0	4+0,9 25,0	16+2,1 2,5			
1992	7+0,9 63,6	4+1,1 36,4	12+1,6 4,5			
1993	9+1,2 64,2	6+0,6 42,8	14+1,0 21,2			
1994	10+1,1 76,9	3+0,4 23,1	13+1,1 5,5			
1995	4+0,5 57,1	3+0,4 42,9	7+0,4 16,5			
115-120 км от БЦБК						
1990	13+2,1 68,4	6+0,5 31,6	8+2,5 2,6			
1991	13+1,1 72,2	5+0,7 27,3	18+1,1			
1992	10+1,6 58,8	8+1,2 41,2	17+2,51 1,4			
1993	10+0,7 66,7	4+0,3 33,3	14+0,7			
1994	9+0,2 56,3	7+1,5 43,7	16+0,7			
1995	7+1,0 53,8	6+0,8 46,2	13+0,8			
125-130 км от БЦБК						
1990	17+0,4 72,3	6+0,9 22,7	22+2,1			
1991	13+2,2 68,4	6+0,9 31,6	19+1,6			
1992	9+2,3 66,7	12+1,6 33,0	18+1,4			
1993	10+1,8 55,6	8+1,8 44,4	18+0,9			
1994	9+1,5 56,3	7+1,2 43,7	16+0,5			
1995	7+1,4 53,3	7+1,2 46,7	15+1,2 24,2			

				продолжение таблицы 5.1		
1	2	3	4	5	7	8
Восточный Саян (низкогорье)				Западный Саян		
1990	19±2,0 90,5	2±0,3 9,5	22±1,8 24.5	12±0,8* 80,0	3±0,4 20,0	15±1,2 77,5
1991	14±1,2 73,7	5±1,1 26,3	17±1,0 45,2	5±0,5* 50,0	5±0,7 50,0	10±0,7 50,8
1992	10±1,3 58,8	7±0,9 41,2	17±0,9 52,3	7±0,5* 70,0	3±0,6 30,0	10±1,3 56,3
2006	5±0,6 50,0	5±0,7 50,0	10±0,9 51,0	7±1,9** 21,2	2±0,9 10,7	8±1,8 19,0
2007				7±2,2* 77,8	2±0,5 75,2	10±0,5 17,9
Восточный Саян (низкогорье), p≤0,05						
Здоровые деревья				Пораженные раком деревья		
2005	8±0,6	3±0,5	11±0,5	6±0,5	5±0,2	10±0,3

Примечание: * - 1450 м над ур. м., ** - 700м над ур. м.

Выявить какие-либо закономерности изменения общего количества, либо числа развитых микростробилов на побеге в зависимости от условий произрастания, не удалось; наблюдается лишь тенденция к уменьшению в верхних поясах горных систем (таблица 5.2). Достоверные различия отмечались только у больных раком деревьев, по сравнению со здоровыми деревьями, растущими в том же биоценозе. Вероятно, число микростробилов на побег определяется генетически, зависит от состояния дерева, возможно, и от положения побега в кроне (питания), влияние оказывают и погодно-климатические условия года развития.

Таблица 5.2 - Количество микростробилов на побегах в горах Восточного и Западного Саян (среднемноголетние значения).

Местопроизрастания	Развитые	Недоразвитые	Всего
Низкогорье	12±1,5 74,6	5±0,6 71,9	17±1,4 51,9
Среднегорье	10±1,1 22,9	6±0,4 13,4	15±1,0 13,3
Высокогорье	7±0,6 28,0	2±0,5 78,0	10±0,5 18,8

5.1. Особенности развития мужских генеративных почек

To reproduce, higher plants utilize a unique multicellular microorganism: the male gametophyte, or pollen grain

H. Singh

Мужские почки закладываются в пазухах хвоинок после прекращения роста побегов на нижней стороне (конец июня – начало июля, $t_{\geq 5^{o}C} \leq 247,1\text{-}451,3^{o}$ С). В первой декаде июля (5.07.10, рисунки 4.4-4.5) примордии микростробилов в виде светло-зеленых точек хорошо видны. В 1-2 декадах июля происходит их дифференциация – в субэпидермальных слоях наблюдаются деления (рисунок 5.1). В конце 1 декады размер почки – 365,8х178 мкм; в базальной зоне и в центре клетки крупнее, по перифеии и в наружных слоях дистальной части апекса – мелкие, интенсивнее окрашиваются.

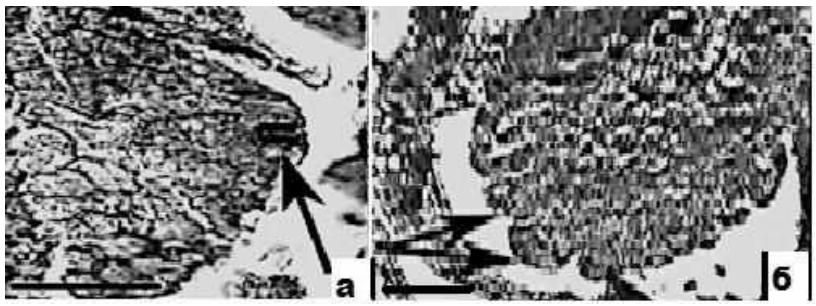


Рисунок 5.1 - Развитие микроспорангия: а – примордии микростробила 5.07.2019, среднегорье хр. Арадан, 700м н.у.м., стрелками показаны - деления клеток; б – дифференциация почек, 04.08.10 высокогорье, 1500м над ур. м., долина р. Оленья речка, Западный Саян. Масштабная линейка 100мкм.

Спорангий развивается по эвспорангиатному типу (Репродуктивные структуры., 1982), крупный, отличается толстой многослойной стенкой. У видов родов *Pinus, Picea, Larix*, *Cedrus* археспорий возникает путем периклинальных делений спорангиальных инициалей (Singh, 1978). У пихты в начале июля в субэпидермальном слое наблюдались периклинальные деления, в результате –формируются спорогенная ткань (внутренние слои), а внешние производные слои в дальнейшем образуют стенку микроспорангия. К. Шнарф (Schnarf, 1933) для семенных растений ввел понятие первичного и вторичного археспория, однако позже (Fagerland, 1971, Foster, Gifford, 1974) от них отказались, как и от термина «клетка стенки», т. к. эти термины неясны и вводят в заблуждение. H. Singh (1978) в классической работе

«Embryology of Gymnosperms» использует термины «primary sporogenous cells», «archesporium»: «primary parietal and primary sporogenous layers result from a periclinal division in the archesporium» (Гл. 2 «Microsporangium»). У пихты сибирской первичный париетальный слой делится периклинально (наблюдаются и антиклинальные деления), формируя многослойную стенку микроспорангия с внутренней частью – тапетумом. Спорогенный слой формирует массу спорогенных клеток, в каждой из которых видно одно крупное или несколькими мелких ядер (рисунок 5.2).

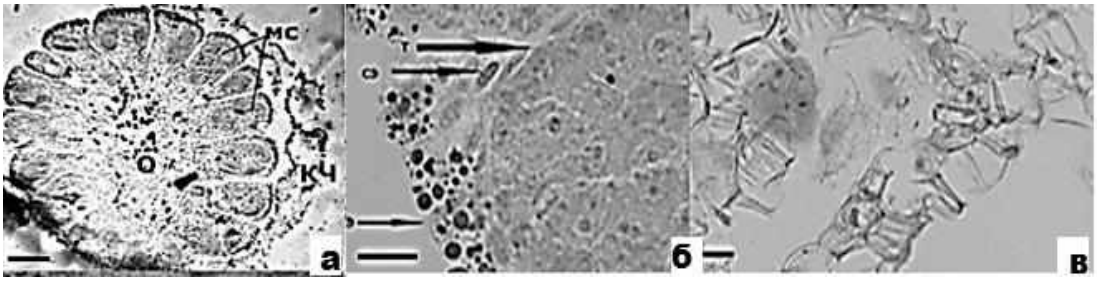


Рисунок 5.2 - Развитие микростробила: а – осень первого года развития (22 сентября), б – фрагмент микроспорангия в период пыления в клетках видны крупные ядра (высокогорье, 16.06.2010): О – ось микростробила, стрелками показаны микроспорофиллы (МС), кроющая чешуя и тапетум. Масштабная линейка: а – 100мкм, б – 50мкм, г –10мкм.

Из каждой почки развивается один микростробил яйцевидной формы, состоящий из оси и расположенных на ней по спирали бифациальных микроспорофиллов. В начале августа (4.08) микростробилы достигают размеров 238х235 мкм, микроспорофиллы – 74±9,0х 97±6,1 мкм, в них идут активные митозы, видны крупные археспориальные клетки с заметным ядром, адаксиальные клетки – крупнее (рисунок 5.1ж-з). К концу сентября микростробилы достигают размеров 1029-1147х690-720мкм, микроспорофиллы четко обособлены, в разрезе насчитывается 9-20шт., на продольном срезе выделяется ось, к которой крепятся микроспорофиллы, содержащие гнезда крупных спорангиев, заполненных археспориальной тканью. Микроспорангии в поперечном разрезе состоят из эпидермального, 2–3 субэпидермальных слоев, 1 слоя таблитчатых клеток тапетума и многочисленных археспориальных клеток, которые плотно соединены между собой (рисунки 5.2в, 5.3). На стадии дифференциации клеток археспория

развитие прекращается, размер микроспорангиев в низкогорных биоценозах варьирует от 186х225 до 191х419мкм, в высокогорье – от 100х109 до 147х212мкм, в угловатых клетках археспория заметны крупные ядра.

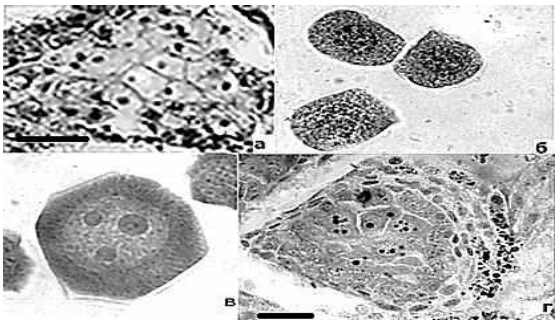


Рисунок 5.3 - Развитие микроспороцитов: а – фрагмент микроспорангия, 22 сентября; б, в – археспориальные клетки, январь (б), 22-24 апреля (в), об. 100х, ок. 10х; г – микроспорангий на стадии дифференциации клеток археспория, 1 октября. Масштабная линейка: а, г – 50мкм.

Развитие возобновляется весной, когда температура достигает довольно высоких дневных максимумов – 18-20º С (в низкогорье, 200-530 м над у.м. – 2-3 декады апреля, $t_{\geq 5^oC} \geq 6,4$-20,0ºС, на высотах 680–1500м над ур. м.– первая-вторая декады мая). В тапетуме возобновляются деления; археспориальные клетки, первоначально соединенные между собой, обособляются (иногда распадаются на группы по 2–3 клетки), округляются и формируют массу угловатых спорогенных клеток – материнских клеток микроспор (МКМ), в которых насчитывается 3–4 ядрышка (рисунок 5.3в-г). Перед пылением клетки стенки микроспорангия и тапетума увеличиваются, клетки тапетума лизируют, содержимое их плохо окрашивается, в некоторых видны некрупные ядра (рисунок 5.2г). В высокогорье, где температурные условия достаточно напряженные и уже в первых числах сентября возможны заморозки, археспориальные клетки могут начать обособляться осенью, весной же развитие задерживается, остатки тапетальной ткани еще видны в середине июня (рисунок 5.4). В период мейоза микростробилы увеличиваются незначительно, в завершении делений начинается интенсивный рост почек (2–3 недели), затем покровные чешуи расходятся (рисунок 5.5). Часть почек (до 11 шт./побег), как

правило, в терминальной части побега, прекращают развитие и засмоляются. После пыления остатки быстро опадают.

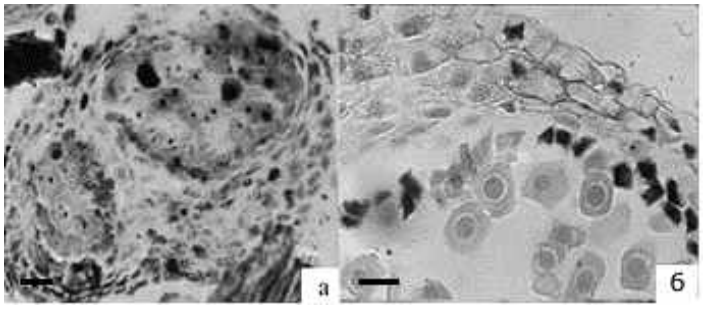


Рисунок 5.4 - МКМ в микроспорангии в профазе I, высокогорье хр. Западный Саян: а – 25.08, б – 4.04. Масштабная линейка – 20мкм.

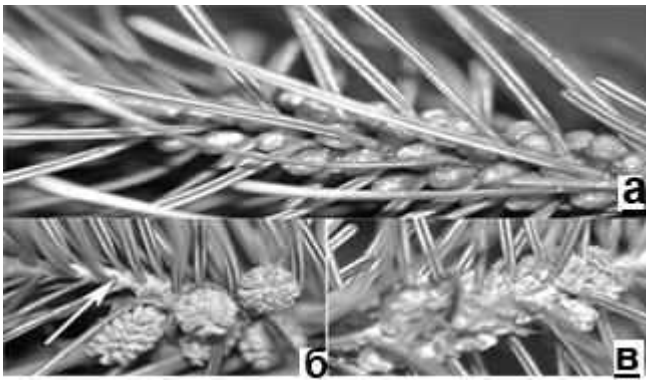


Рисунок 5.5 - Внешний вид микростробилов пихты сибирской: а – весной, в период мейоза; б – период пыления, видны неразвитые почки (стрелка); в – остатки и микростробилов через несколько дней после пыления.

5.2. Особенности развития тапетума

Тапетум у пихты многоядерный, секреторного типа, как и у большинства видов хвойных (Singh, 1978), состоит из таблитчатых клеток с густой цитоплазмой (рисунок 5.6). Первоначально он однослойный, но весной (2–3 декады апреля) некоторые клетки его претерпевают периклинальные деления, и на стадии МКМ он становится нерегулярно двуслойным. Митозы в клетках тапетума начинаются раньше, чем мейоз в МКМ (22–24.04, Восточный Саян, 520–530м.у.м.). Когда микроспороциты находились в состоянии ранней профазы I мейоза (лептотена, зиготена), в тапетуме наблюдались мета- и анафазы митоза (рисунок 5.7а–б).

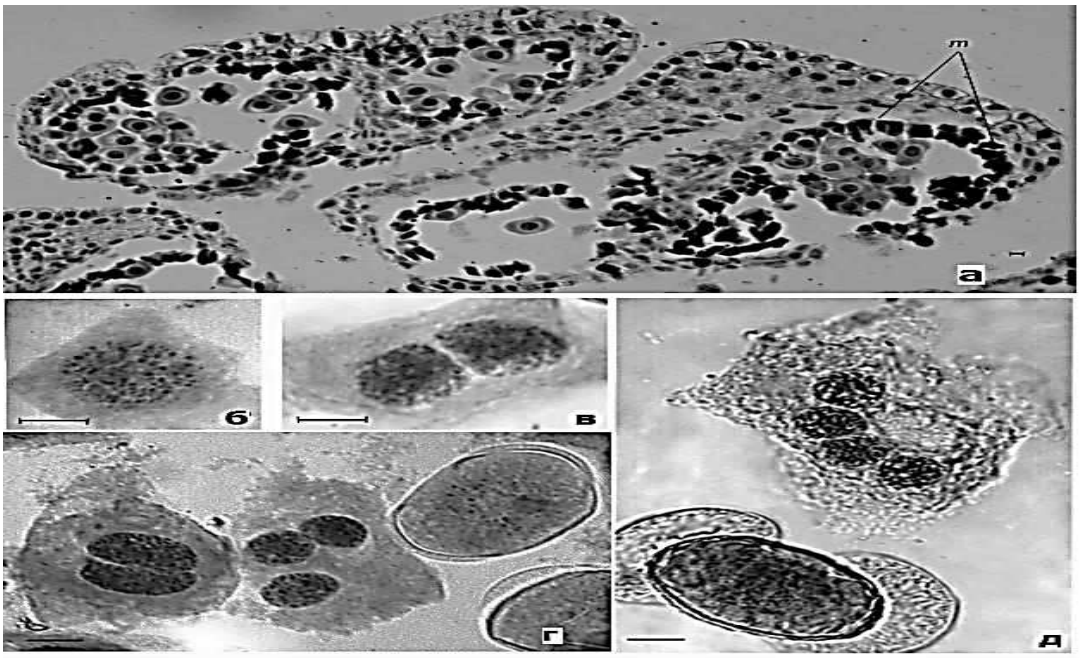


Рисунок 5.6 - Микроспорангий до начала мейоза (а) и состояние клеток тапетума (б-д): 1-ядерная (б); 2-ядерная (в); 3-ядерные клетки с признаками деструкции, стадия ранних микроспор (г); 4-ядерные в период формирования пыльцы (д): m – тапетум. Масштабная линейка – 10 мкм.

Кариокинез в клетках тапетума не сопровождается цитокинезом: они увеличиваются, становятся 2-х, а затем и 3-4-х ядерными. В более суровых условиях среднегорья (640–720м над ур. м.) митотическая активность клеток тапетума низкая – доля 1-ядерных клеток была почти в 3 раза выше, чем многоядерных; в 0,02% клеток наблюдалось образование 3-ядерных (вследствие делений 2-ядерных клеток при отсутствии цитокинеза).

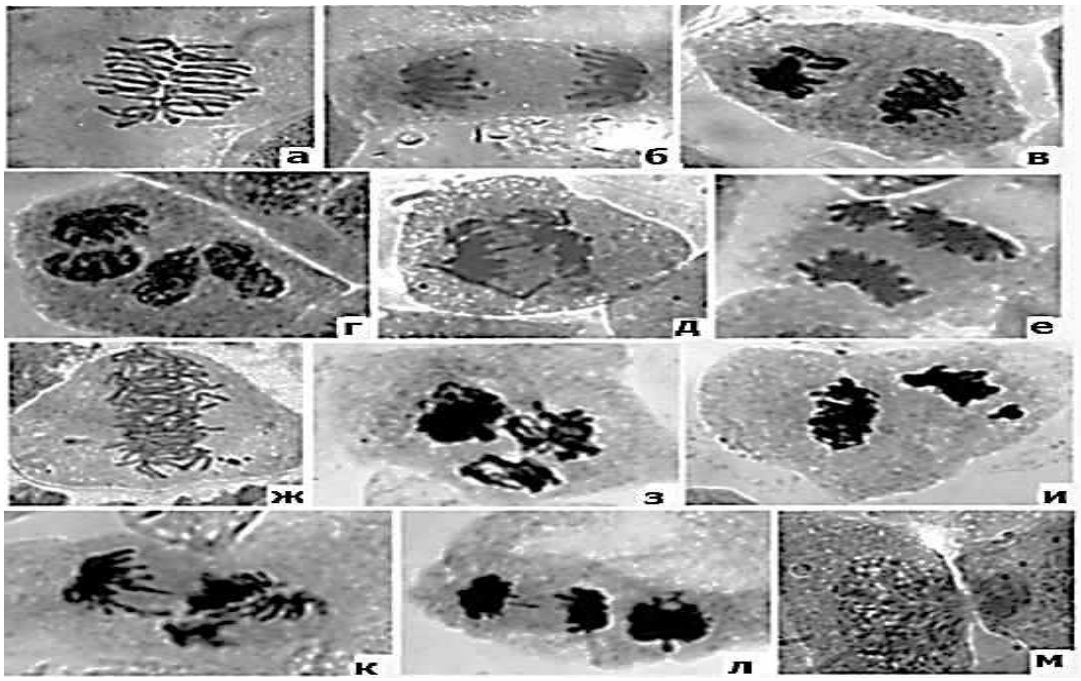


Рисунок 5.7 - Митозы в клетках тапетума: в 1-ядерных (а-б), в 2-ядерных (в-г); нарушения митоза в 1-ядерных клетках: мосты(д), трехполюсное асимметричное расхождение хромосом (е); полиплоидная клетка на стадии метафазы (ж); аберрации в 2-ядерных клетках: частичная агглютинация и выброс групп хромосом в метафазе (з-и), мосты (к), множественные аномалии – отсутствие расхождения хромосом и разорванный мост (л) в анафазе, цитомиксис между клетками тапетума (м). Об. 100х, ок. 10х.

Митотическая активность клеток тапетума остается достаточно высокой и в период мейоза МКМ, деления проходят и в 1-ядерных, и в 2-ядерных клетках (рисунок 5.7а-г), и формируются 3-4-ядерные клетки (рисунок 5.6г-д). При этом 2-ядерные клетки, как правило, крупнее 1-ядерных, однако размер их практически не отличается от 3- и 4-ядерных (таблица 5.3).

Таблица 5.3 - Размеры клеток тапетума в период мейотических делений МКМ

Тип клеток	Больший диаметр клетки, мкм	V, %	Меньший диаметр клетки, мкм	V, %
1-ядерные	40,1±0,84	31,1	26,9±0,61	33,6
2-ядерные	48,7±0,77	23,4	34,4±0,55	23,6
3- и 4-ядерные	49,3±1,66	15,8	34,1±1,02	14,1

В процессе дальнейшего развития средние размеры 2-ядерных клеток практически не изменяются (рисунок 5.8). Ранее показано, что клетки тапетума заметно расширяются и сильно увеличиваются в объеме в процессе мейоза материнских клеток микроспор (Рождественский, 1974, Камелина, Жинкина, 1989); у пихты сибирской подобной тенденции выявлено не было.

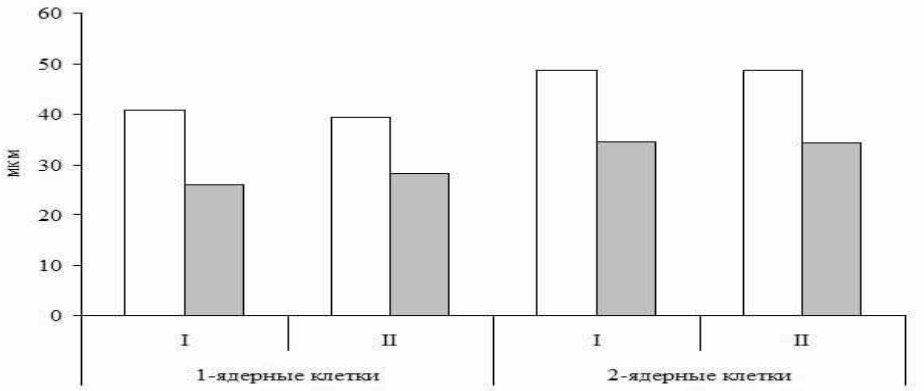


Рисунок 5.8 - Размеры клеток тапетума при микроспорогенезе, мкм: □ – длина, ■–высота (I-премейотическая стадия, II-период второго деления мейоза).

Динамика развития тапетума различается в зависимости от условий произрастания: у деревьев, растущих на высоте 520-530м над ур. м. (долина р. Лалетина) к началу второго деления мейоза микроспороцитов, 57,7% клеток тапетума были 2-ядерные, на высотах 640-680м над ур. м. (верховья р. Калтат) – только 31,3% (рисунок 5.9).

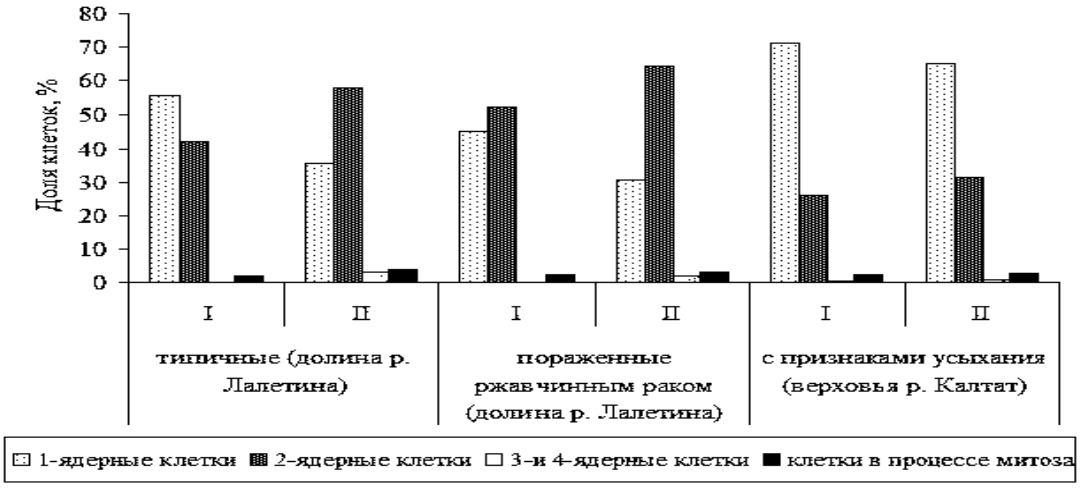


Рисунок 5.9 - Состояние клеток тапетума при микроспорогенезе у деревьев пихты разных категорий состояния (I – премейотическая стадия (ранние стадии профазы первого деления), II – в период второго деления мейоза).

Очевидно, динамику развития клеток определяет количество полученного тепла (радиационный баланс). Некоторое влияние оказывает и состояние деревьев – наблюдалась тенденция к более быстрому развитию клеток тапетума у пораженных ржавчинным раком по сравнению со здоровыми. В период распада тетрад микроспор и формирования пыльцевых зерен наблюдается сильное разрастание клеток тапетума, сопровождающееся их постепенным лизисом (рисунок 5.6г-д). Однако тапетальная ткань сохраняется довольно долго: в период проталлиальных делений в пыльцевых зернах протопласты тапетума сохраняли целостность, полного лизиса цитоплазмы не отмечалось даже в микроспорангиях, содержащих зрелые пыльцевые зерна.

Аномалии развития клеток тапетума. Митозы в клетках тапетума, как правило, проходили нормально, аномалии наблюдались редко. На стадии метафазы митоза нарушения наблюдались в среднем в 1,8 % клеток, на стадии ана-телофазы – в 5,6 %. Наиболее часто встречались выбросы, мосты, трехполюсное расхождение хромосом (рисунок 5.7д-е, з-л), в некоторых случаях наблюдался цитомиксис (рисунок 5.7м). Частота аномалий второго деления митоза значительно выше по сравнению с первым. На стадии метафазы второго митоза частота аномалий в среднем составляла 6,9 %, на стадии ана-телофазы – 40,2 %. В начале делений отмечались хаотическое расположение хромосом, агглютинации и хромосомные мосты, ближе к завершению чаще наблюдались мосты, возникающие в результате слипания хромосом. Полная или частичная агглютинация хромосом часто приводила к образованию 3-полюсных конфигураций (рисунок 5.7з-л).

Прохождение второго деления в клетках тапетума определяется их размером. В крупных клетках расстояние между ядрами значительное, формирующиеся веретена деления расположены параллельно или в разных плоскостях, митоз проходил регулярно. В более мелких клетках ядра располагаются очень близко, что часто приводит к слиянию веретен или объединению групп хромосом в процессе их расхождения на стадии анафазы. Аналогичная зависимость характера прохождения делений от размера клеток

тапетума была отмечена у *Valeriana officinales* L. (Scalinska, 1958). Довольно часто наблюдалась линейная ориентация веретен, при которой две группы хромосом в центре клетки чаще всего объединялись и образовывались 3-ядерные клетки. Большая часть клеток тапетума после завершения второго митотического деления содержала 3 и менее ядер неравного размера, образовавшихся при слиянии групп хромосом.

Таким образом, многоядерный тапетум у пихты сибирской на стадии материнских клеток микроспор становится нерегулярно двуслойным, размеры клеток практически не изменяются в процессе мейоза и значительно увеличиваются в период распада тетрад, клетки постепенно лизируют. Большая часть клеток тапетума в период второго митотического деления микроспор 2-3-ядерные, полного лизиса цитоплазмы не отмечалось даже в микроспорангиях, содержащих зрелые пыльцевые зерна. Динамику развития клеток определяет радиационный баланс и состояние деревьев – с увеличением высоты произрастания доля многоядерных клеток снижается, у ослабленных деревьев, пораженных ржавчинным раком, развитие идет более динамично.

5.3. Мейоз при микроспорогенезе

Мейоз при микроспорогенезе у пихты сибирской проходит по классическому для хвойных видов типу, клеточные перегородки образуются после второй фазы. Основные стадии мейоза при микроспорогенезе представлены на рисунке 5.10. На стадии МКМ диаметр микроспороцитов в 1.2–2.0 раза больше, чем у окружающих клеток тапетума (в среднем – 55,8±1,17мкм, у клеток тапетума с 33,9±1,08мкм). Диаметр зрелых тетрад варьировал от 42х48 до 63х63мкм.

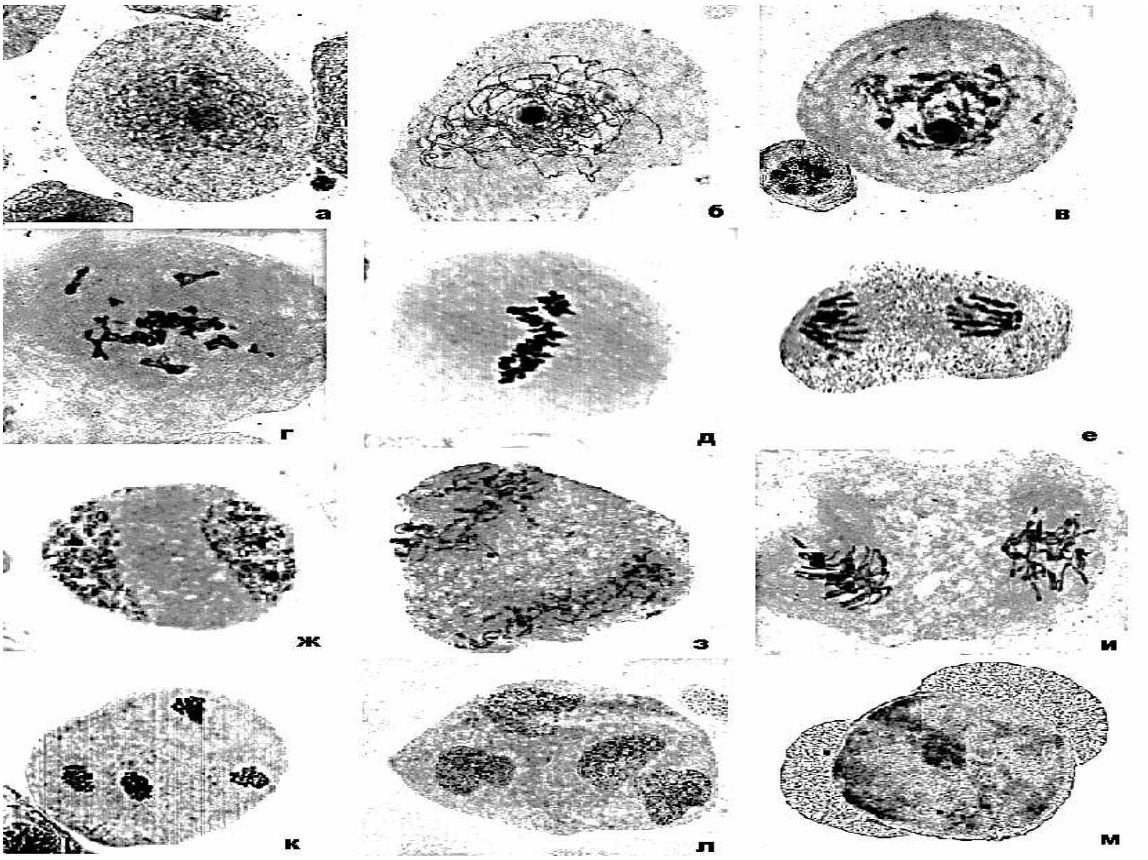
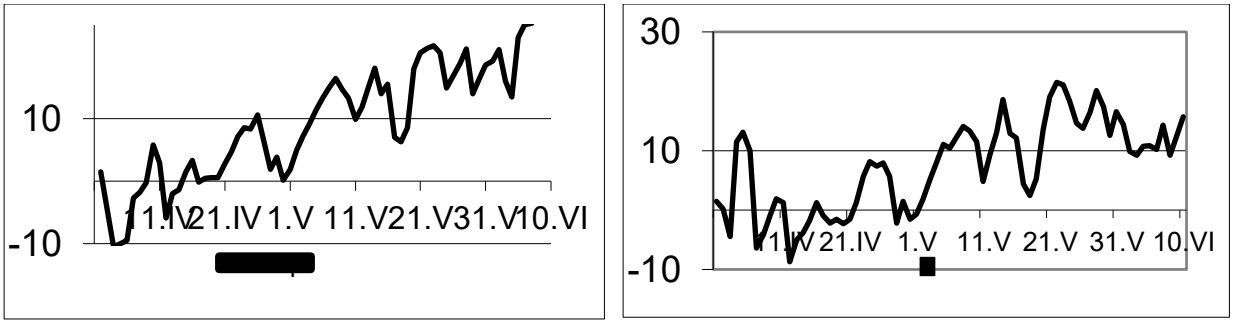


Рисунок 5.10 - Мейоз и формирование пыльцевого зерна, низкогорье Восточного Саяна: а – лептотена; б – пахитена; в – диплотена; г – диакинез; д – метафаза I; е – анафаза I; ж – диада; з – профаза II; и – метафаза II; к – ана-телофаза II; л – тетрада микроспор; м – пыльцевое зерно. Об. 100х, ок. 10х.

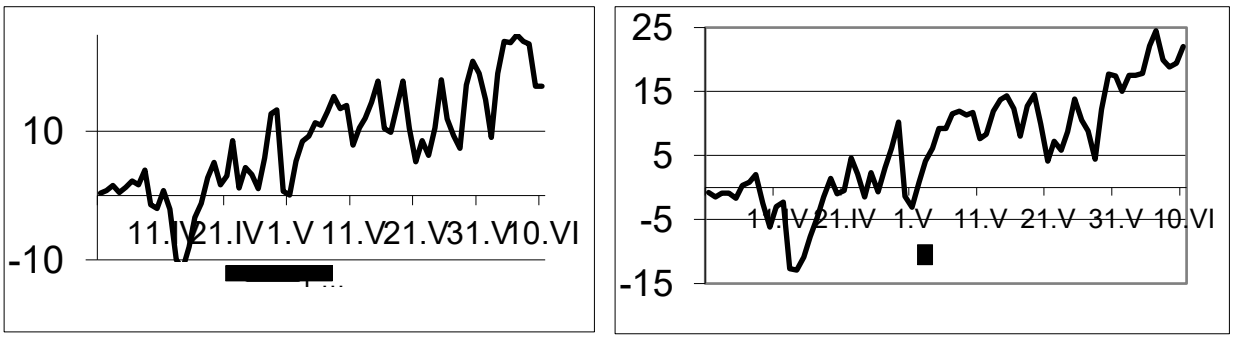
5.3.1. Фенология мейоза

Фенология и динамика мейоза определяются температурой воздуха. Сроки начала делений и продолжительность отдельных стадий варьируют в зависимости от условий года развития – начало наступает раньше и развитие проходит быстрее при более высоких температурах (рисунок 5.11). В нижних частях гор Восточного Саяна (480-530 м ур. м.) деления наблюдались уже в первой декаде мая (сумма эффективных температур $t_{эф>5}$ = 40.8–47.8 град-дней), на высотах 640-680м ур.м. – на день-два позже. Стадии мейоза имеют различную продолжительность. Профаза первого деления, как и у других хвойных, является наиболее длительной стадией: она может продолжаться

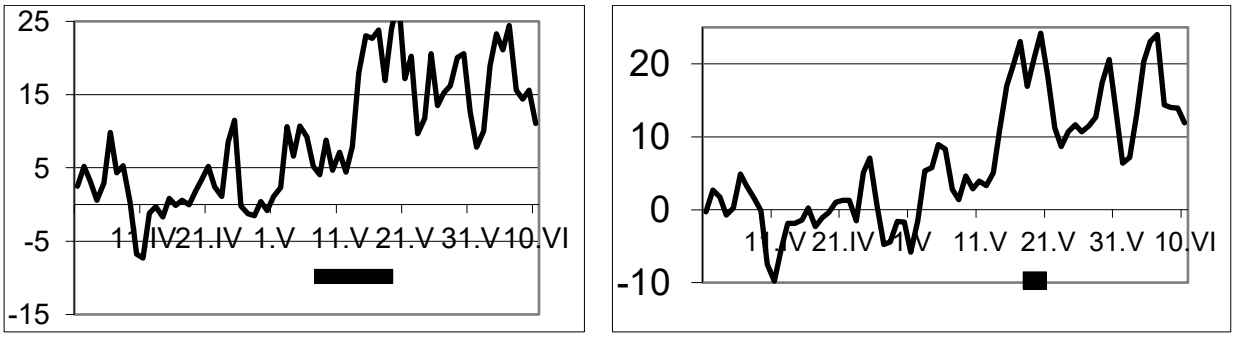
около пяти-шести суток, остальные стадии проходят достаточно быстро, в течение 1–3 дней.



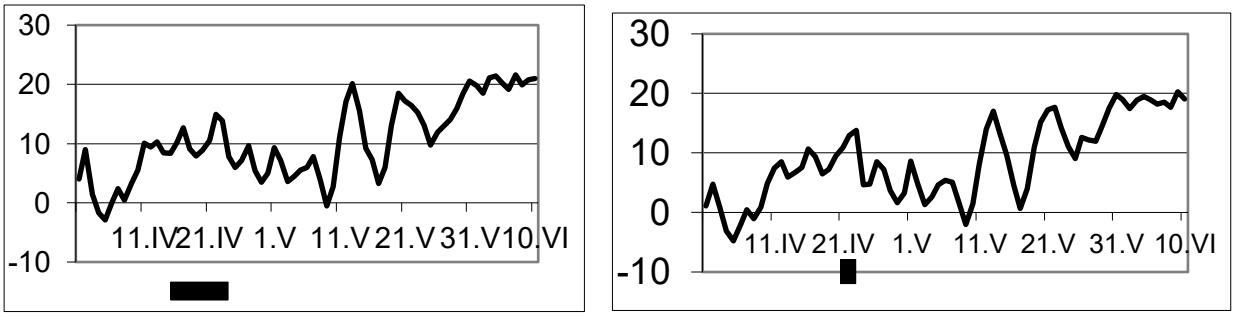
2002г.



2003г.



2004г.



2011г.

Рисунок 5.11 - Сроки мейоза (▬) в Дендрарии Института леса (слева) и в естественных популяциях низкогорья Восточного Саяна (справа).

Продолжительность мейотических делений у деревьев в одном биотопе различается не более чем на один день. Как правило, мейоз идет быстрее в микроспорангиях, расположенных в нижней части стробила, по сравнению с верхней частью, что, возможно, отражает различия в питании микростробилов. Постмейотическое развитие пыльцы проходит быстро. У одного из исследованных деревьев в 2002 г. (530 м у. м.) 12 мая уже наблюдались митотические деления в пыльцевых зернах (ПЗ). В верхних частях гор (Западный Саян, высота–1200-1450 м над у. м.) развитие микроспор задерживается, что обусловлено температурным режимом; мейоз проходил в третьей декаде мая – второй декаде июня. В микростробилах, собранных в 2003г. 16 июня в древостоях хр. Ойский (ур. Ойское озеро, 1450м у.м.), наряду с ранними микроспорами в спорангиях наблюдались различные стадии второго деления (метафазы, телофазы) и тетрады. В 2006г. мейоз здесь прошел быстро, и уже 28 мая в микроспорангиях наблюдались исключительно тетрады микроспор.

Наиболее значительные отклонения в сроках развития микроспороцитов наблюдаются у деревьев пихты сибирской, растущих в Дендрарии Института леса (окраина г. Красноярска). Мейоз здесь начинается, как правило, раньше (на 10-14 дней), чем в естественных популяциях; лишь в условиях затяжной холодной весны 2004 г. начало делений в Дендрарии задержалось до 6 мая при ($t_{эф>5}$=57,5ºС).

5.3.2. Особенности мейоза

На стадии профазы первого деления в мейоцитах пихты сибирской насчитывается от 1 до 4 ядрышек, чаще – 1-2, одно из которых крупнее и лучше прокрашивается (рисунок 5.12). Ядрышки в мейоцитах пихты сибирской исчезают к концу диплотены, хотя ранее (Некрасова,Рябинков, 1978) считалось, что они сохраняются до конца диакенеза. У пихты сибирской четко выделяются все стадии профазы первого деления; на стадии диакенеза-метафазы первого деления (М I), как и у других хвойных, видны 12 бивалентов, морфология которых определяется расположением и числом хиазм (рисунки 5.10г-д, 5.14е), насчитывалось до 5 хиазм на бивалент (в среднем 2,1±0,21). По литературным

данным (Sax, Sax, 1933), у видов рода *Abies* (*A. cephalonica* Loud. и *A. nordmanniana* (Stev.) Spach) частота хиазм составляет в среднем 2,6±0,1 на бивалент и 31,2 ± 0,9 на метафазную пластинку.

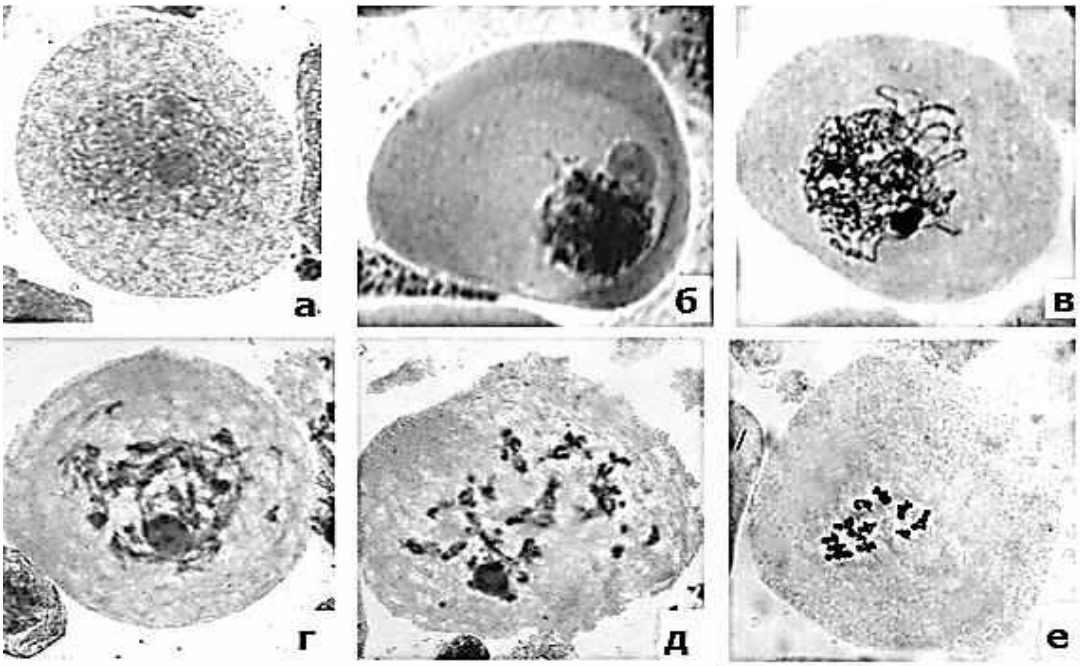


Рисунок 5.12 - Профаза первого деления: а – лептотена, б – зиготена, в – пахитена г, д – диплотена, е – диакенез. Об. 100х, ок. 10х.

Мейоз у пихты сибирской имеет ряд специфических особенностей, характерных для данного вида. Прежде всего, это значительная асинхронность развития – в популяциях в пределах одного микроспорангия наблюдались и профазы I, и телофазы II, в Дендрарии – профазы I и ПЗ. Асинхронность мейоза в разных мейоцитах отмечается у многих видов хвойных (Козубов, 1974, Рождественский, 1974, Муратова, 1995, Мурая и др., 1988 и др.). Предполагается, что она может отражать неравные температурные и иные условия развития в разных спорангиях, а также различия в питании стробилов. Еще одной особенностью мейоза пихты сибирской является быстрое прохождение телофаз первого и второго делений, каждую из которых удалось наблюдать лишь у 0,05 % микроспороцитов (рисунок 5.10к). Третьей особенностью пихты сибирской и, возможно, всего рода *Abies* является четко идентифицируемая профаза второго деления (рисунок 5.10з). У некоторых видов хвойных, например, у сосны обыкновенной она не идентифицируется, сразу начинается метафаза II (Буторина,

и др., 1982, Муратова, 1994). Во втором делении наряду с нормальной ориентацией веретен деления у пихты отмечено некоторое количество мейоцитов (0,1-0,7% / дерево) с паралелльной и линейной ориентацией (рисунки 5.13б-г, 5.15а-б).

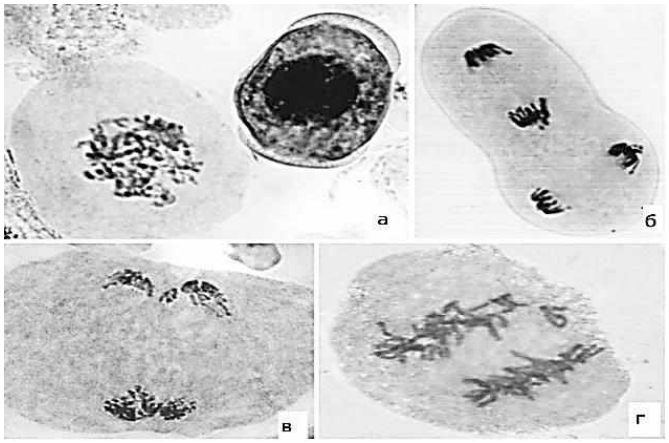


Рисунок 5.13 - Особенности развития мейоза у пихты сибирской: а – асинхронное развитие (профаза первого деления-раннее пыльцевое зерно), Дендрарий Института леса, б-г – параллельная и перпендикулярная ориентация веретен деления на стадиях ана- и метафазы II. Об. 100х, ок. 10х.

Такое расположение веретен может привести к слиянию групп хромосом на полюсах (рисунок 5.15и) и формированию микроспор с диплоидным набором. В популяциях в большинстве клеток мейоз проходил регулярно с правильным расхождением хромосом к противоположным полюсам, однако были отмечены и нарушения на разных стадиях. Мужские почки пихты уязвимы к воздействию неблагоприятных факторов на всех этапах их развития – от заложения почек (и особенно при микроспорогенезе и развитии тапетума) до оплодотворения наблюдаются аберрации и отклонения количественных показателей, даже и при отсутствии морфологических изменений спорофита.

5.3.3. Нарушения мейоза

Восточный Саян. Наиболее низкий уровень нарушений отмечен в популяциях Восточного Саяна; некоторые представлены на рисунках 5.14-5.15. Общее число клеток с аномалиями не превышало 3,0-4,3 % у деревьев, растущих в низкогорье; в условиях среднегорья увеличивалось до 4,5-6,6%. Отмечались как

общие для всех, так и специфические, характерные для отдельных деревьев типы нарушений; на разных стадиях наблюдались полиплоидные микроспороциты. В первом делении мейоза у деревьев, растущих в низкогорье, наблюдались в основном нарушения общего типа: униваленты на стадии диакинеза, выброс хромосом в метафазе, хаотическое расхождение и отстающие хромосомы в анафазе, выброс хромосом и их фрагментов в телофазе. У одного из исследованных деревьев (№ 6ст) наблюдались слипания отдельных хромосом или крупных их групп, что приводило к образованию поливалентных ассоциаций в метафазе первого деления (рисунок 5.14а). У этого же дерева была отмечена деспирализация и хаотическое расхождение групп хромосом к полюсам в анафазе (рисунок 5.14д).

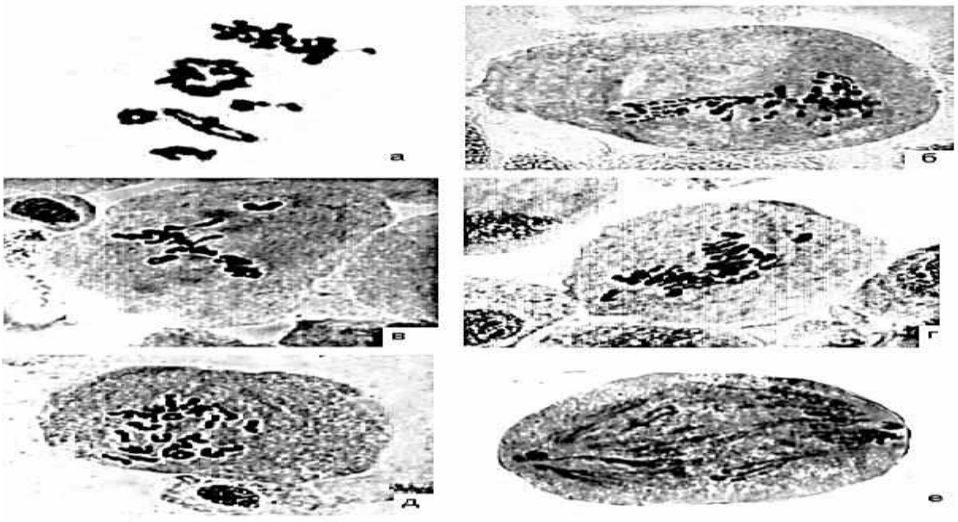


Рисунок 5.14 - Аномалии первого деления мейоза: а - поливалентные ассоциации в метафазе I; б - фрагментация хромосом, предположительно в метафазе I; в - выброс хромосом в метафазе I; г - выброс хромосом в анафазе I; д - хаотическое расхождение в анафазе I; е - отстающие хромосомы в анафазе I. Об. 100х, ок. 10х.

Можно предположить, что нарушения в мейозе у дерева 6ст обусловлены генетически вследствие его гибридной либо мутантной природы. У деревьев, растущих в среднегорье (долина р. Калтат),в анафазе наблюдались мосты и отстающие хромосомы (рисунок 5.14е). У усыхающих деревьев, растущих здесь, было отмечено хаотическое расхождение хромосом в анафазе и выбросы за пределы метафазной пластинки (рисунок 5.14в-д). Во втором делении среди

общих типов нарушений отмечены выбросы хромосом в метафазе и образование трехполюсных веретен в анафазе (рисунок 5.15).

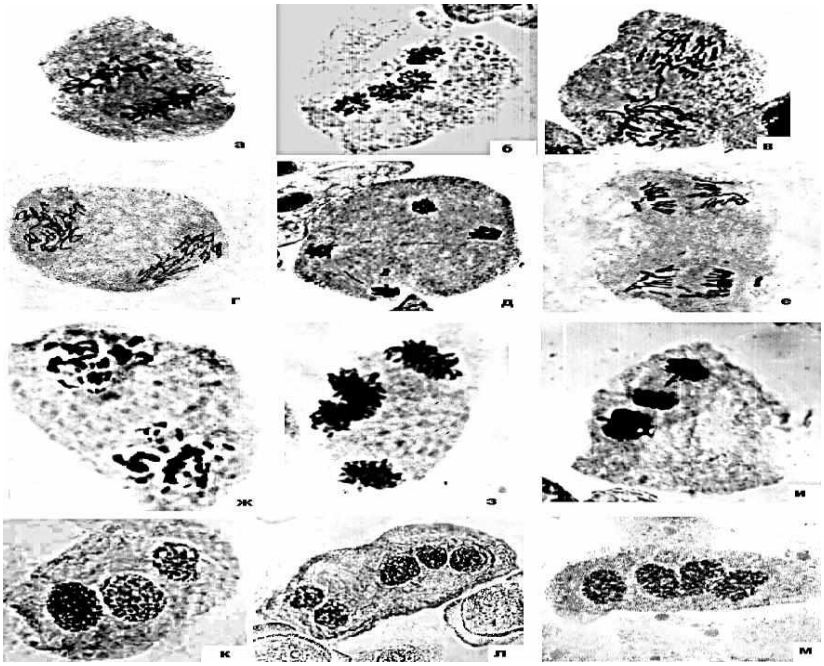


Рисунок 5.15 - Аномалии второго деления мейоза: а – линейная ориентация веретен в метафазе II; б - линейная ориентация веретен в анафазе II; в - множественные нарушения в анафазе II; г - хаотическое расхождение в анафазе II; д, е - выбросы в анафазе II; ж - фрагментация хромосом, предположительно в анафазе II; з - трехполюсная анафаза II; и - слипание (нерасхождение) групп хромосом в анафазе II при линейной ориентации веретен; к - линейная триада; л - пентада; м - линейная тетрада. Об. 100х, ок. 10х.

Специфический тип аномалий – фрагментация и слипание хромосом –был обнаружен у дерева, значительно пораженного «ведьминым метлами» № 22ст (рисунок 5.15ж, и). У больных раком деревьев (6ст и 22ст) отмечалось значительное количество микроспороцитов с линейной ориентацией веретен деления в анафазе II и на стадии тетрад (рисунок 5.15б, м). Такая аномалия может привести к слиянию групп хромосом и формированию триад микроспор (рисунок 5.15к). У всех деревьев, растущих в среднегорье, в анафазе II наблюдались мосты (рисунок 5.15в), а у усыхающих – обнаружены такие специфические типы нарушений мейоза, как деспирализованные хромосомы и линейная ориентация веретен в метафазе второго деления (рисунок 5.15а),

образование пятиполюсных веретен и хаотическое расхождение хромосом (рисунок 5.15г). Нарушения мейоза, как правило, элиминируются в интеркинезе (на стадиях диад, тетрад). Однако некоторые из них имели специфические проявления: например, отстающие хромосомы (анафаза I) на стадии диад, как правило, объединялись в микроядра, мосты первого деления (анафаза I) были видны во втором делении. При микроспорогенезе практически у всех исследованных деревьев наряду с нормальными тетрадами наблюдались триады и пентады микроспор, а у усыхающих (верховья р. Калтат) были отмечены и гексады, а также тетрады и триады, имеющие линейную ориентацию веретен деления (рисунки 5.15к-м, 5.16).

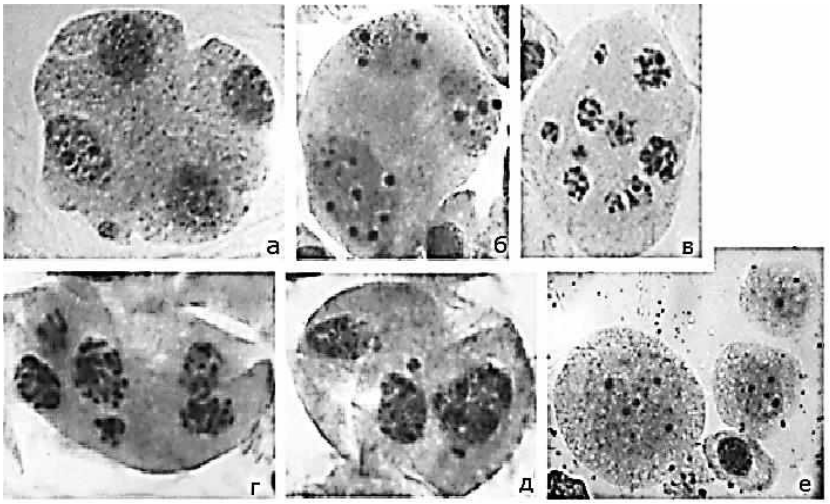


Рисунок 5.16 - Аномалии на стадии тетрад и микроспор: а – микроядро, б – триада; в, г – полиады, д – триада с микроядром; е – микроспоры различного размера. Об. 100х, ок. 10х.

Частота встречаемости таких аномалий низкая – 0,6-0,7 %. У всех деревьев (0,5-3,6 % микроспороцитов) преимущественно на стадии анафазы первого и второго деления были отмечены множественные нарушения: мосты, выбросы, отстающие хромосомы, а также хаотическое расхождение хромосом в различных сочетаниях.

Верхний пояс Западного Саяна (1200-1450 м над ур. м., усыхающие древостои)

Все особенности мейоза (асинхронность, четко идентифицируемая профаза I,быстрое прохождение телофаз I и II) характерны и для деревьев пихты, растущих в высокогорье. В верхних частях гор мейоз проходит в более поздние сроки (третья декада мая–вторая декада июня), начало и продолжительность делений варьируют в зависимости от погодных условий года. Так, у микростробилов, собранных в высокогорье хр. Западный Саян (ур. Ойское озеро, 1450м у.м.) 16 июня 2003г., в спорангиях наряду с ранними микроспорами еще наблюдались различные стадии второго деления (метафазы, телофазы) и тетрады. В 2006 г. мейоз здесь прошел достаточно быстро: 19 мая микроспороциты еще находились на стадии профазы I (лептотена – зиготена), а уже 28 мая наблюдались только тетрады микроспор (рисунок 5.17), на стадии распада тетрад и ранних ПЗ. Содержимое ПЗ окрашивается на белки, оболочка – розовым на углеводы.

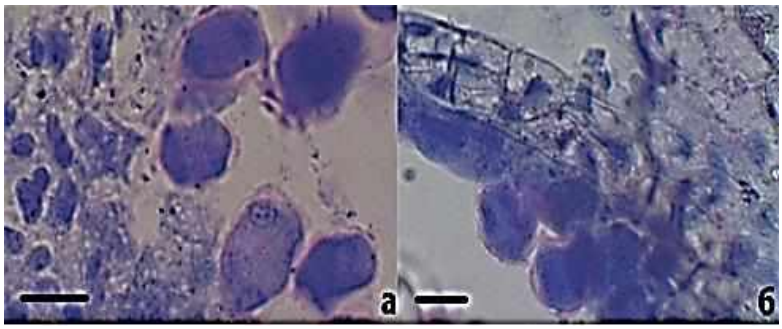


Рисунок 5.17 - Фрагмент микроспорангия, хр. Западный Саян, высокогорье: а – различные стадии второго деления МКМ, клетки тапетума двухъядерные, 16.06.03г., б – тетрады микроспор, 28.05.06. Масштабная линейка – 50мкм.

Нарушения развития были отмечены у всех деревьев на всех стадиях формирования мужского гаметофита. На ранних стадиях регистрировалась агглютинация хроматина, приводящая к остановке развития микроспороцитов (рисунок 5.18б, г-д); частота встречаемости таких клеток не превышала 0,1%. Они наблюдались вплоть до стадии тетрад в нормальных микроспороцитах и постепенно дегенерировали. Причиной остановки развития клеток являются,

вероятно, неблагоприятные погодные условия – резкие перепады температур в период подготовки к мейозу (Козубов, 1974, Eriksson, 1968). Спектр нарушений на стадиях метафаза I–тетрада аналогичен деревьям среднегорья Восточного Саяна, частота варьировала на разных стадиях (рисунок 5.19, таблица 5.4). В метафазе I наблюдались выбросы бивалентов за пределы метафазной пластинки, в некоторых клетках было отмечено преждевременное расхождение хромосом.

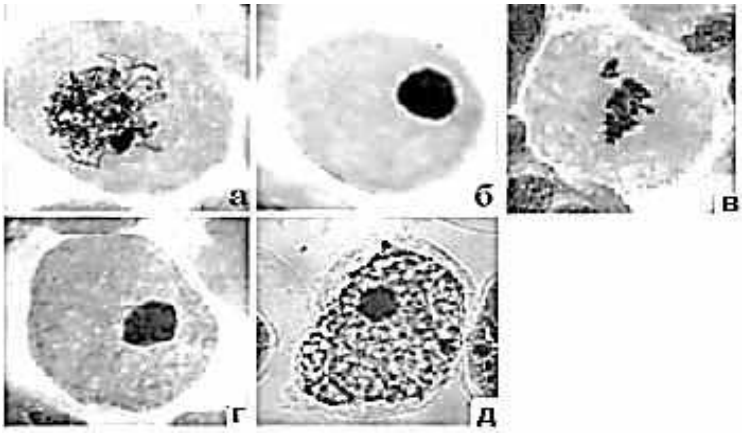


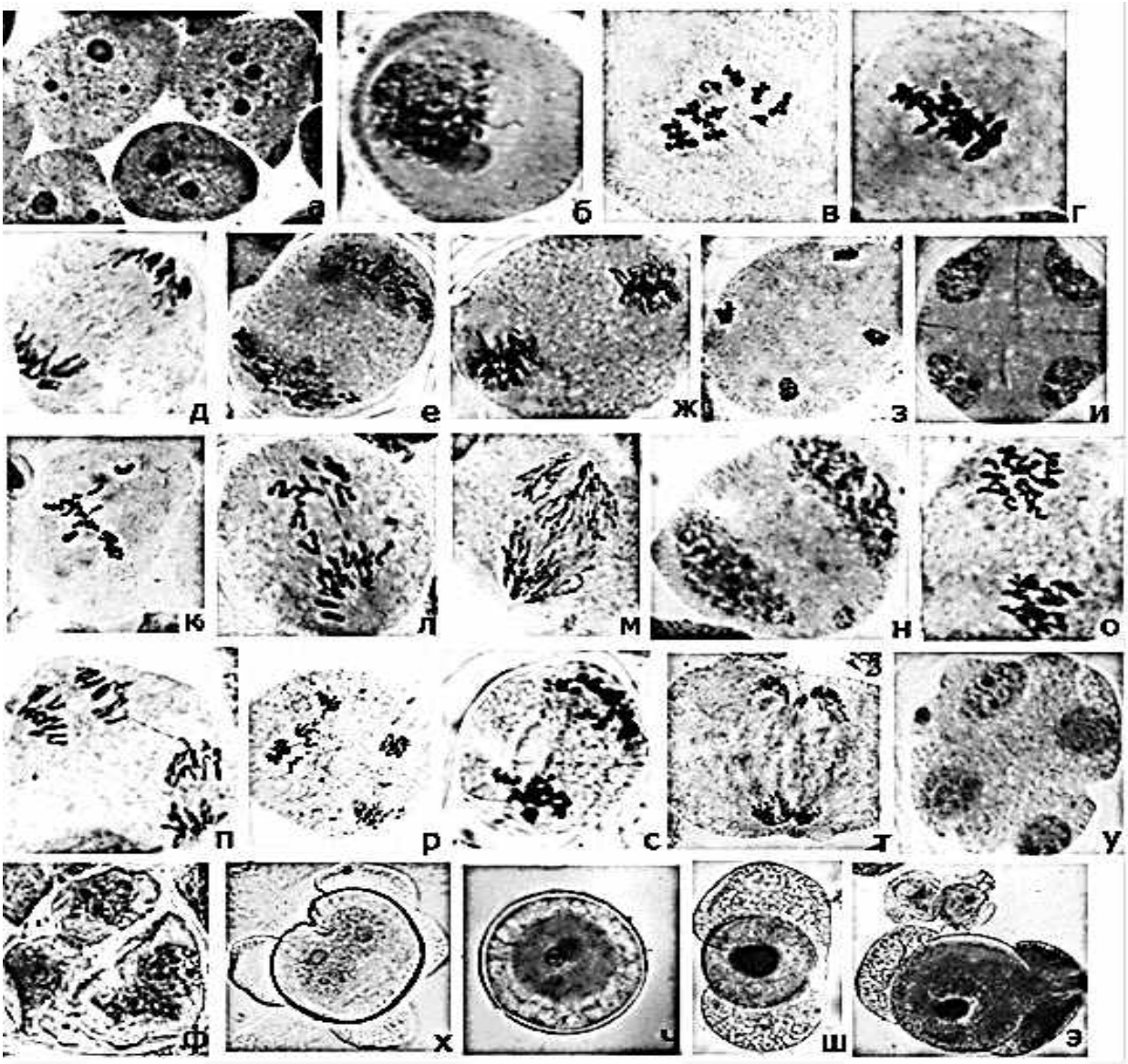
Рисунок 5.18 - Ранние стадии профазы первого деления (а), 19.05.2006; агглютинация хроматина (б) в микроспороцитах пихты сибирской с последующей деградацией этих клеток (г-д), в – выброс группы хромосом. Об. 100х, ок. 10х.

Таблица 5.4 - Частота нарушений мейоза, высокогорье Западного Саяна (количество клеток/частота встречаемости нарушений, шт. / %), 2006г.

Стадия развития	Усыхающие деревья	Морфологически здоровые деревья
Метафаза I	1108 / 20,4±2,07	935 / 16,4±2,03
Анафаза I	578 / 21,4±2,56	671 / 17,4±1,99
Диада	1086 / 2,7±0,69	1133 / 1,1±0,34
Метафаза II	620 / 8,8±2,12	453 / 7,4±1,57
Анафаза II	375 / 13,5±3,73	478 / 9,9±2,63
Тетрада	563 / 3,5	369 / 1,6

Большинство аномалий (асимметричное и хаотическое расхождение, выбросы) связано с нарушением процесса расхождения хромосом. Характер подобных аномалий определяется степенью повреждения ахроматинового веретена, которое может быть полным или частичным. При благоприятных

погодных условиях в период мейоза такие аномалии, как правило, элиминируются до стадии тетрад и практически не влияют на качество формирующихся микроспор. В поздней телофазе II и на стадии тетрад количество аномалий снижается, что свидетельствует о хорошо работающем механизме элиминации нарушений. Тем не менее, на стадии тетрад были отмечены триады и тетрады, содержащие микроядра, триады и тетрады с линейной ориентацией веретен деления, а также триады, содержащие две нормальные и одну двухъядерную микроспору (рисунки 5.19у-э, 5.20).



5.19 Рисунок - Развитие и некоторые нарушения мейоза, Западный Саян: а – археспорий, б – зиготена, в – диакенез, г – метафаза I, д – анафаза I, е – профаза II, ж – метафаза II, з – телофаза II, и – тетрада, к – выбросы хромосом в метафазе I, л – отстающие хромосомы в анафазе I, м – удлинение хромосом в анафазе II, н – микроядра в диаде, о, р – хаотическое расхождение хромосом в метафазе и анафазе II, п, р – мосты в метафазе II, с – агглютинация хромосом, т – слияние веретен деления в анафазе II, у – микроядра в тетраде, ф – триада с двуядерной микроспорой, х –двухъядерное ПЗ, ч-ш – аномалии по числу ВМ, э– мелкие ПЗ.

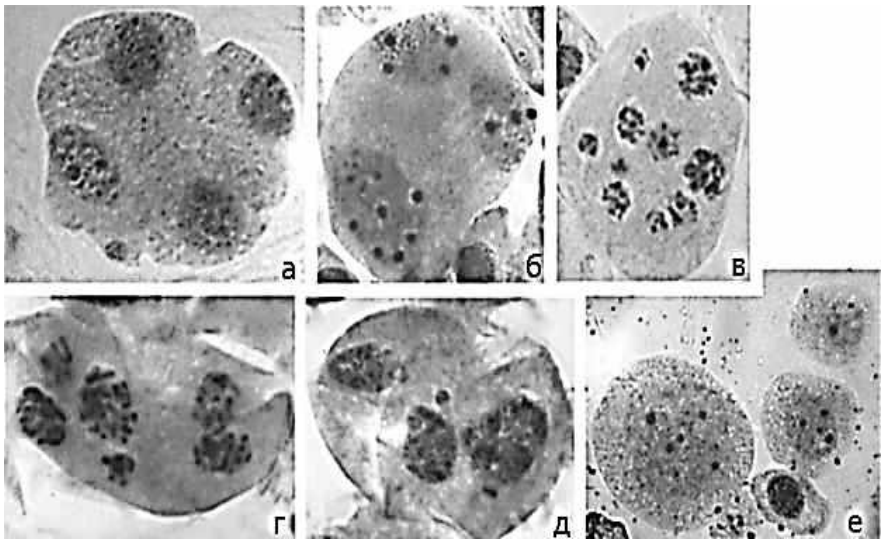


Рисунок 5.20 - Нарушения на стадии формирования тетрад: а – микроядро; б – триада; в, г – полиады; д – триада с микроядрами; е – микроспоры разного размера.

Крайне редко (до 0,1 %) наблюдались пентады, гексады и полиады, и нарушения по форме и размеру ПЗ, по количеству и форме воздушных мешков. Спектр нарушений на стадии тетрад такой же, как и в биоценозах Восточного Саяна. У усыхающих деревьев и в 2005, и в 2006 г. частота встречаемости аномальных ПЗ была максимальной, спектр нарушений – шире, чем у морфологически здоровых (таблица 5.5). Достаточно высокое количество нарушений на стадии тетрад микроспор, выявленное у усыхающих деревьев пихты, свидетельствует, вероятно, о нарушении механизма элиминации. У двух здоровых деревьев наряду с 4-клеточными ПЗ здесь наблюдались 5-клеточные: содержащие клетку-ножку (стебельковую), прилегающую к проталлиальным, клетку трубки и клетку тела (рисунок 5.21). Возможно, в условиях дефицита тепла в высокогорье развитие ПЗ характеризуется большим прогрессом. У этих же деревьев встречались ПЗ с 3 проталлиальными клетками. Подавляющее число аномалий ПЗ было представлено мелкими (диаметр – 37х41мкм, в два раза меньше нормального диаметра); реже наблюдались вариации по числу и морфологии воздушных мешков, гигантские ПЗ, для которых характерно развитие двух гаметофитов под общей оболочкой (рисунки 5.22-5.23).

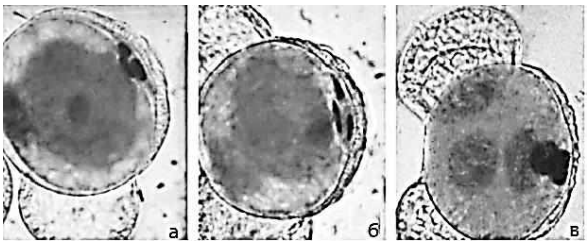


Рисунок 5.21 - Пятиклеточные ПЗ: а-б – с 3 проталлиальными клетками; в – 2 проталлиальные клетки, генеративная клетка, клетка трубки, клетка-ножка.

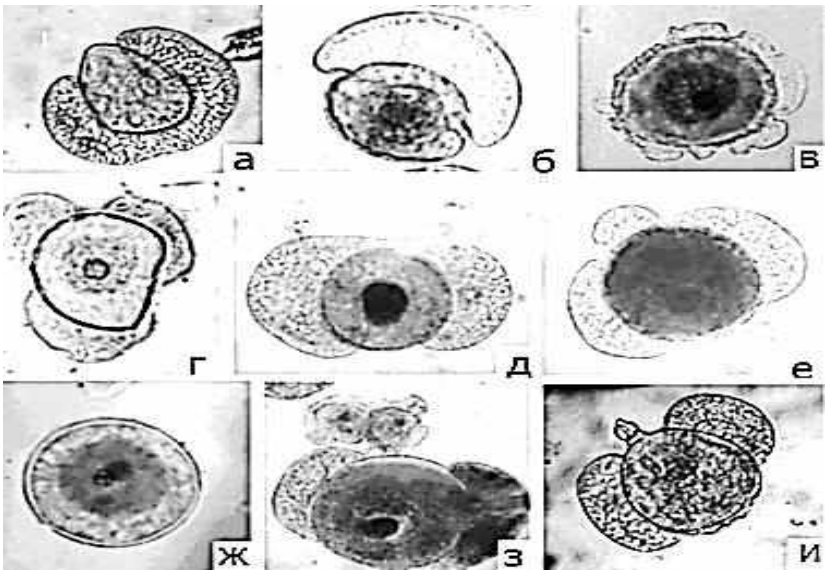


Рисунок 5.22 - Аномалии ВМ: а, б – один, в – редуцированные, г, е, и – три, д – два сросшихся, ж – без ВМ, з – мелкие (вверху).

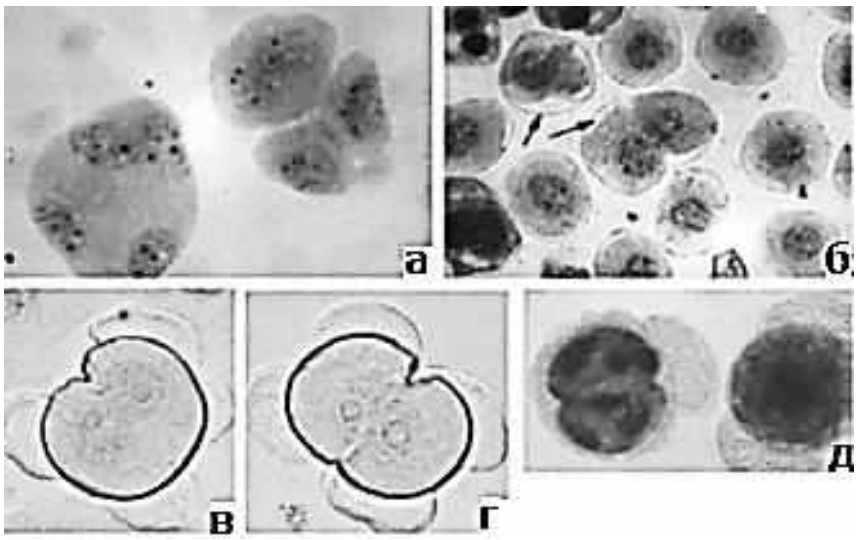


Рисунок 5.23 - Аномалии морфологии ПЗ: а – триада (одна 2-ядерная и две регулярных микроспоры, б – ранние микроспоры (стрелки – регулярная и 2-ядерная), в – 2-ядерные гигантские ПЗ с 4 ВМ в интерфазе, г – то же, ядра «слились», д – два мужских гаметофита под общей мембраной.

Таблица 5.5 - Частота нарушений развития ПЗ в высокогорье хр. Ойский (Западный Саян) у здоровых и усыхающих деревьев

Категория состояния деревьев	Год	Число ПЗ, шт.	Частота аномалий, %	Тип аномалий, шт./%						
				по размерам ПЗ		по числу ВМ				Другие типы
				гигантские	мелкие	1	3	4	без мешков	
Здоровые	2005	11698	0.6±0.10	2/2.9	29 /42.6	23/33.8	6/ 8.8	-	1/ 1.5	6/ 8.8
	2006	2492	1.8±0.33	1 / 2.4	35/83.3	-	5/11.9	-	-	2 / 4.8
Усыхающие	2005	7915	0.8±0.14	3 / 5.5	25 / 45.5	15 /7.3	5 /9.1	2/3.6	-	10 / 18.2
	2006	2553	8.7±1.46	-	188/79.7	23/9.7	2/0.8	2/0.8	2/0.8	23/9.7

Примечание – ПЗ - пыльцевые зерна, ВМ - воздушные мешки.

Интродукционная популяция. Особенно значительные аномалии делений наблюдаются при акклиматизационном стрессе, вызванном интродукцией. Деревьям пихты, растущим в Коллекции Института леса (Дендрарий ИЛ, западная окраина г. Красноярска), присущи все особенности мейоза: асинхронность, быстрое прохождение телофаз первого и второго делений, четко идентифицируемая профаза II; деления проходят по классическому типу, с образованием 12 бивалентов хромосом, которые в основном правильно расходятся к противоположным полюсам. У большинства деревьев наблюдалось до трех хиазм на бивалент, лишь у одного дерева насчитывалось до пяти хиазм. Наблюдается и ряд специфических особенностей: в некоторых мейоцитах насчитывается до 5 ядрышек, во втором делении часто наблюдаются параллельная, линейная ориентация веретен (рисунок 5.24а-в).

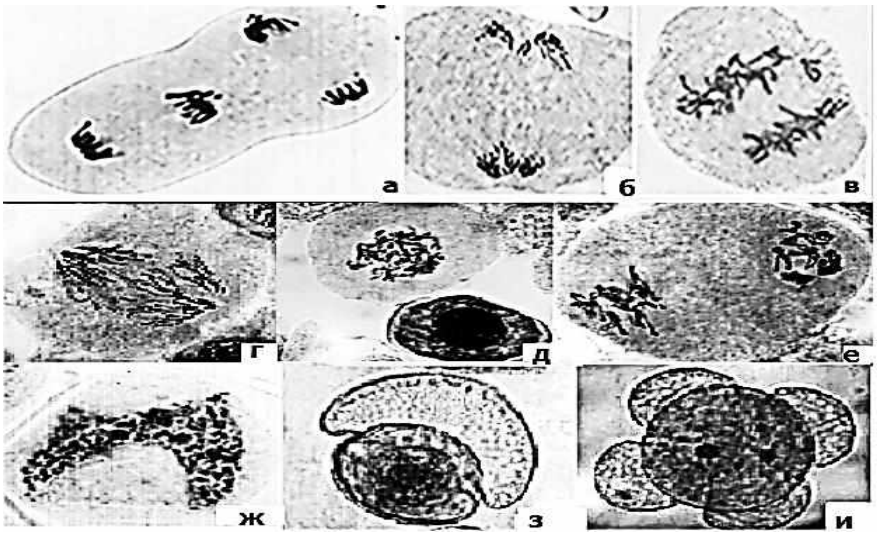


Рисунок 5.24 - Особенности и некоторые нарушения мейоза при интродукции: а – перпендикулярная ориентация веретен деления, анафаза II; б – паралельное расположение веретен деления, анафаза II; в – то же, и выброс хромосом, метафаза II, г – удлинение хромосом, анафаза I; д – асинхронное развитие (профаза первого деления-раннее ПЗ), е – хаотическое расположение хромосом, метафаза II, ж – слияние ядер, диада, з, ж – ПЗ с 1 и 4 ВМ.

Мейоз в условиях Дендрария, как правило, начинался 23-24 апреля, почти на неделю раньше, чем в естественных популяциях (при более низкой сумме эффективных температур – 12,9–13,7 град/дн.). В этот период температурные условия еще крайне нестабильны, возможны поздневесенние заморозки. Мейоз от диакенеза до стадии тетрад продолжается 13–17 дней (в естественных популяциях пихты в окрестностях Красноярска деления до стадии микроспор занимали не более 3–5 дней), разница в продолжительности делений у разных деревьев популяции составляла не более 1 дня. Постмейотическое развитие ПЗ в условиях дендрария в 2002–2003 гг. продолжалось до 11–13 мая, а в 2004 г. 13 мая еще наблюдались деления.

Раннее начало и значительная продолжительность развития микроспор в Дендрарии, очевидно, обусловлены температурными условиями – деревья растут на окраине города, на открытом газоне, температуры здесь выше, чем в лесных, даже пригородных насаждениях, а амплитуда дневных/ночных температур больше. Это приводит к значительным повреждениям клеток неблагоприятными

факторами (заморозки) и увеличению уровня аномалий – частота аберраций развития микроспороцитов у деревьев, растущих в Дендрарии была максимальной (рисунок 5.25), спектр нарушений существенно шире, чем в естественных популяциях (таблица 5.6).

Фенология развития в условиях Дендрария

Дата	Стадия развития
Апрель 23, 2002-2003, 2011, Май 5, 2004	МКМ
Апрель 23,24-Май 6, 2002-2003, 2011	Мейоз
Апрель 24-Май 13, 2004	
Апрель 26-Май 8, 2002	Формирование тетрад
Апрель 27-Май 13, 2003, 2011, Май 5-11, 2004	
Май 6-11, 2002, 2004	Ранние
Апрель 25-Май 8, 2003, 2011	микроспоры
Май 6-11, 2002, Апрель28-Май 13, 2003, 2011 Май 5 -11, 2004	Формирование воздушных мешков
Май 7-14, 2002-2003, 2011	Одноклеточная
Май 17, 2004	вакуолизированная микроспора
Май 12 2002-2003, 2011, Май 23, 2004	Зрелые ПЗ

Таблица 5.6 - Типы нарушений мейоза в интродукционной популяции

Стадии мейоза	Типы нарушений	Частота, %	
		2003	2004
MI	1. Выбросы хромосом	-	2,5
	2. Аномалии формирования метафазной пластинки:	0,5	11,2
	а) нарушения ориентации отдельных бивалентов	0,2	1,1
	б) поливалентные ассоциации	0,2	0,1
	в) агглютинация хромосом в кольцо в метафазе	-	0,2
	г) хаотической расположение бивалентов		

A I	1. Выбросы и отстающие хромосомы	18,6	28,2
	2. Мосты	1,8	2,0
	3. Хаотическое расхождение хромосом	17,2	5,5
	4. 3-полюсное расположение хромосом	-	0,4
Диада	Ядро неправильной формы, слияние ядер, микрядра, ранний цитокенез	-	0,4
M II	1. Выбросы хромосом	1,7	4,2
	2. Аномалии формирования метафазной пластинки: хаотическое расхождение на одном или двух полюсах	-	7,5
A II	1. Выбросы и отстающие хромосомы	5,1	4,8
	2. Мосты	1,3	2,1
	3. Хаотическое расхождение хромосом	5,1	5,8
	4. 3-х и 5-полюсные расположения хромосом	0,6	2,0
Тетрада	Триады, пентады, гексады и микроядра	0,9	4,2

К нарушениям общего типа относятся: выбросы хромосом за пределы веретена деления, хаотическое расхождение, отстающие и удлиненные хромосомы, мосты, множественные и триполярные конфигурации хромосом в анафазе второго деления. У всех деревьев (0,5-3,6% микроспороцитов) преимущественно на стадиях анафазы I и II были отмечены множественные нарушения. Встречались, в основном, мосты, выбросы, отстающие хромосомы, а также хаотическое расхождение хромосом в различных сочетаниях. К специфическим типам нарушений, встречающимся только у отдельных деревьев, относятся поливалентные ассоциации в диакенезе, фрагментация хромосом, объединение их в кольцо в метафазе II, пентаполярные конфигурации в анафазе II, микроядра на стадиях диад и тетрад.

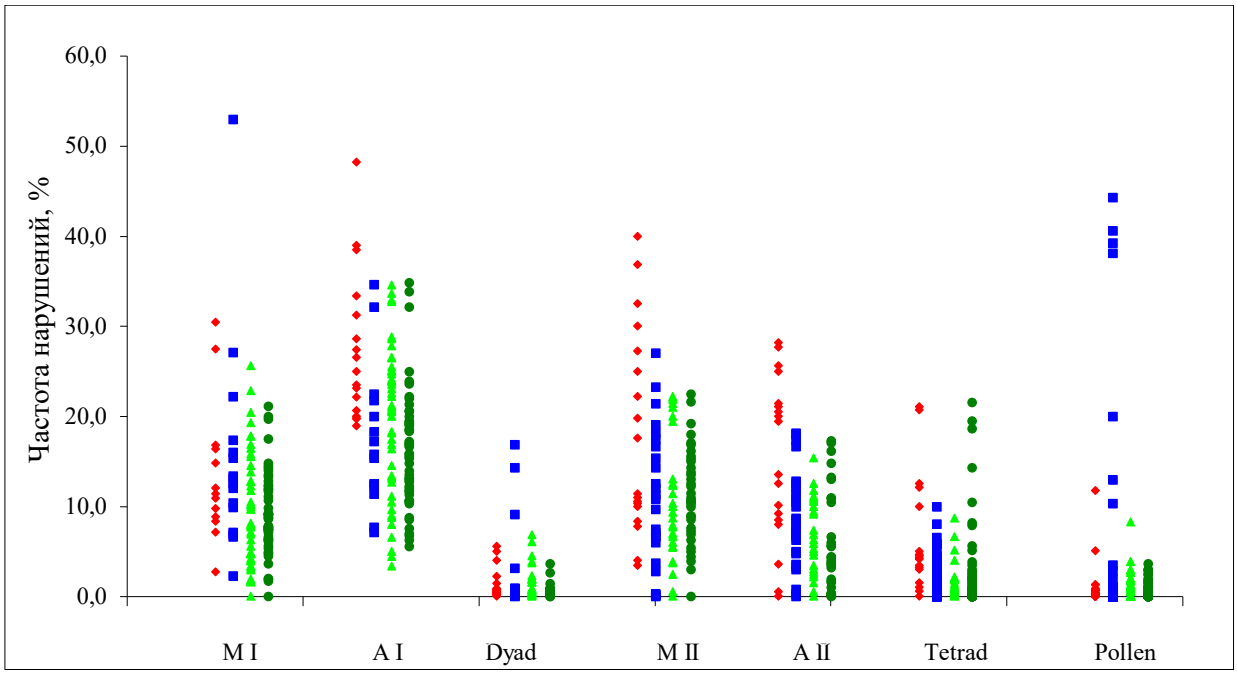


Рисунок 5.25 - Частота нарушений в мейозе у пихты сибирской, %: ■ – Дендрарий ИЛ, ■ – долина р. Лалетина, здоровые деревья, ■ - долина р. Лалетина, деревья, пораженные ржавчинным раком ■ – верховья р. Калтат.

Крайне редко наблюдались асинхронные деления в пределах одного микроспороцита; например, во втором делении на одном полюсе может наблюдаться профаза II, на другом – мета- или анафаза II. Отмечены также следующие сочетания: анафаза I – метафаза II, метафаза II – анафаза II, диада – анафаза II, телофаза II – тетрада, анафаза II – тетрада. Таким образом, большая часть аномалий связана с аномальным расхождением хромосом (выбросы за пределы метафазной пластинки, хаотическое расхождение, нарушения ориентации бивалентов).

Частота нарушений на отдельных стадиях, как и в естественных популяциях, варьирует между деревьями и по годам, в неблагоприятный по погодным условиям 2004 г. она значительно возросла (поздневесенние заморозки). В этом году часто наблюдались остановка развития спороцитов на стадии профазы первого деления, приводящая к агглютинации хроматина, а также выход ядрышка в цитоплазму клетки. Количество микроспороцитов с данной аномалией составляло у разных деревьев 0,20–2,21%, впоследствии такие клетки, вероятно, элиминировали. Кроме того, отмечается специфичность

развития некоторых аномалий. Так, наблюдалось обособление отстающих в телофазе хромосом в микроядра. Мосты в анафазе первого деления в некоторых случаях сохранялись и во втором делении мейоза и, вероятно, становились причиной полного или частичного слияния групп хромосом. Частота таких аномалий варьировала в разные годы и у отдельных деревьев от 0,1 до 25,6%.

5.4. Развитие мужского гаметофита

Первоначально угловатая микроспора округляется и растет в течение 10-14 дней (рисунок 5.26) (нижние и средние части гор), наружная оболочка, формируясь, расслаивается по сторонам тела споры и образует два воздушных мешка (ВМ). Прорастание микроспор в мужской гаметофит происходит еще внутри микроспорангия, в котором в это время еще видны остатки тапетальной ткани (рисунок 5.27а). Интерфаза проходит достаточно быстро, длительность ее зависит от температурных условий года развития. Так, например, в низкогорье Восточного Саяна при ранней и аномально теплой весне 2020 г. уже 20 апреля в микроспорангиях наблюдались ПЗ с воздушными мешками, в которых проходили активные митозы. После формирования воздушных мешков гаплоидная микроспора делится ассимметрично дважды (рисунок 5.28), каждый раз отделяя маленькую линзоподобную проталлиальную (заростковую вегетативную) клетку на проксимальной стороне (напротив воздушных мешков). Проталлиальные клетки вскоре сплющиваются и дегенерируют, однако остатки их бывают заметны близ оболочки и в зрелых ПЗ (рисунки 5.27б, 5.28е). Оставшаяся большая антеридиальная инициаль делится, формируя антеридиальную клетку и клетку трубки. На этой стадии развитие приостанавливается; во время пыления пыльцевые зерна пихты сибирской, как правило, 4-клеточные, гаметогенез завершается после опыления. Терминология дана по H. Singh (1978):



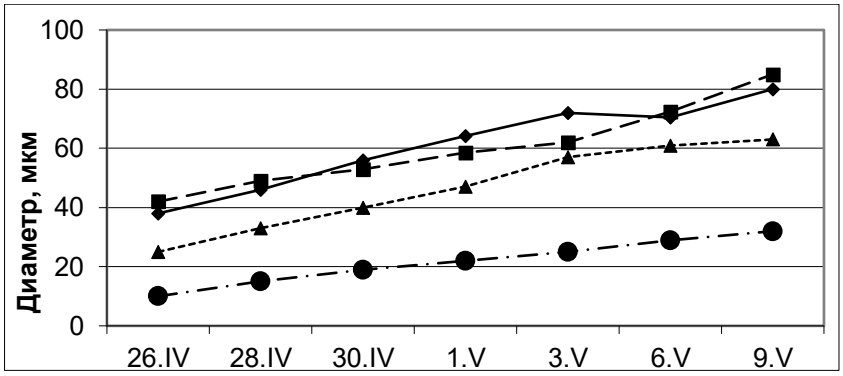


Рисунок 5.26 - Динамика роста пыльцевого зерна: ♦ – длина тела, ■ – высота тела, ● – длина воздушного мешка, ▲ – высота воздушного мешка, мкм.

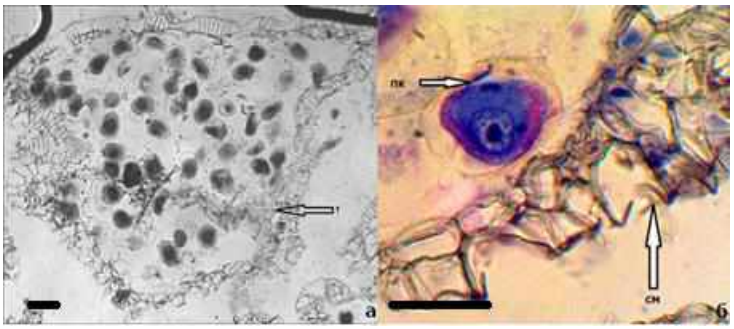


Рисунок 5.27 - Микроспорангий с ПЗ, Дендрарий: а – микроспорангий с ПЗ, видны остатки тапетума (Т), 20.04.20; б – 3-клеточное ПЗ: ядро имеет ярко-синие интенсивное окрашивание, клеточная стенка ПЗ – розовое: СМ – стенка микроспорангия разрушается, ПК – 2 плоские проталлиальные клетки (стрелка) в ПЗ, 29.04.20. Масштабная линейка – 50мкм.

Деления проходят асинхронно – в одном микроспорангии одновременно наблюдались и 2-х, и 4-х клеточные ПЗ. В конце апреля, когда в большинстве ПЗ уже отделялись проталлиальные клетки, стенка микроспорангия проявляла признаки деструкции (клетки обезвоживались, растрескивались). Цитоплазма

ПЗ в это время окрашивается на белки (синее), ядра клеток дают интенсивное окрашивание, оболочка окрашивается на углеводы (розовая) (рисунок 5.27б).

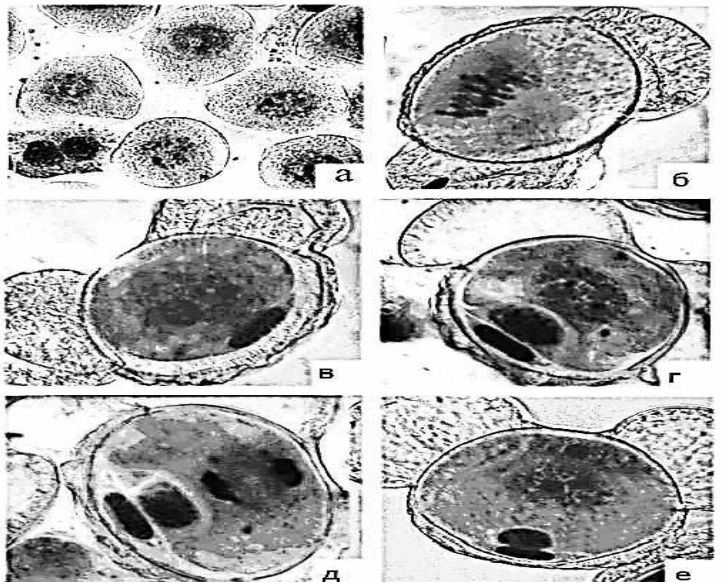


Рисунок 5.28 - Развитие ПЗ: а – ранние микроспоры, б – метафаза первого деления в ПЗ, в – двухклеточное ПЗ, проталлиальная клетка на проксимальной стороне ПЗ, г – 3-клеточное ПЗ, формирование второй проталиальной клетки, д – анафаза третьего деления, е – 4-клеточное ПЗ: две плоские проталлиальные клетки, антеридиальная клетка и клетка трубки.

Развитие ПЗ у пихты в низкогорных условиях проходит достаточно регулярно; большая часть аномалий представлена мелкими ПЗ, а также с одним или тремя ВМ, редко наблюдались сросшиеся «гигантские» с четырьмя ВМ. Спектр нарушений морфологии ПЗ, как и частота нарушений несколько шире у усыхающих деревьев как в среднегорье Восточного, так и в высокогорье Западного Саян. В интродукционной популяции, несмотря на растянутость мейотических делений ПЗ формируются быстро, пыление начинается, приблизительно в те же сроки, что и в лесных экосистемах среднегорья Восточного Саяна, 24-25(31) мая при сумме эффективных температур 152-170ºС.

5.5. Размеры и качество пыльцы в различных условиях произрастания

Значительная индивидуальная изменчивость размеров ПЗ наблюдалась у деревьев в одном древостое в зависимости от погодных условий года развития, уровня загрязнения среды (таблицы 5.7–5.8). Прослеживаются тенденции к уменьшению ПЗ и увеличению изменчивости их размеров с увеличением высоты произрастания (верховья р. Калтат, Восточный Саян, высокогорья хр. Хамар-Дабан и Ойский, Западный Саян) и уровня загрязнения (долина р. Б. Сынжул – граница с г. Красноярском, г. Байкальск – побережье оз. Байкал). Достоверное уменьшение размеров ПЗ наблюдалось у больных ржавчинным раком деревьев, по сравнению со здоровыми деревьями, растущими в этом же биоценозе.

Таблица 5.7 - Размеры пыльцевых зерен, Восточный Саян (530-680м над у.м.)

Место произрастания	Тело, мкм		Воздушный мешок, мкм	
	длина	высота	длина	высота
1	2	3	4	5
1992г.				
Долина р. Лалетина	70±2,4(17) 94±1,9 (9,0)	59±1,6 (13,2) 98±1,2 (10,2)	37±1,5 (20,1) 61±9,4(15,2)	45±2,4 (27,0) 77±1,2 (8,0)
2000г.				
Долина р. Лалетина	53±1,1 (10,4) 72±3,1 (21,5)	77±1,2(7,8) 81±1,1(6,8)	40±1,5(18,8) 54±0,5(4,6)	64±1,4(10,9) 72±1,2(8,3)
Верховья р. Калтат	51±1,0 (9,8) 58±2,3 (19,8)	73±2,4(16,4) 77±1,3(8,4)	42±1,5(17,9) 45±1,0(11,1)	56±2,7(24,1) 66±1,4(10,6)
2001г.				
Долина р. Лалетина	60±1,4 (4,1) 89±1,6 (1,8)	69±1,2 (1,7) 82±0,9 (1,1)	42±0,3 (3,3) 44±0,3 (3,1)	59±0,5 (3,9) 61±0,4 (2,8)
Верховья р. Калтат	59±0,3 (2,1) 88±1,6 (1,8)	65±1,4 (2,1) 81±1,4 (1,7)	38±5,3(20,0) 47±0,2 (1,9)	42±8,5 (28,6) 63±0,4 (2,8)
2002г.				
Долина р. Лалетина	63±1,3(5,1) 87±4,6(4,8)	76±1,4(4,5) 88±1,5(4,9)	43±5,2(2,5) 53±3,6(3,4)	61±2,5(9,1) 76±1,3(4,0)
Долина р. Б. Сынжул	68±1,1(2,8) 81±2,9(19,5)	75±2,9(4,4) 89±1,3 (3,9)	45±1,7(6,8) 51±1,4 (4,1)	61±3,0(20,4) 77±2,1 (10,2)
Верховья р. Калтат	71±2,9(4,4) 98±1,3 (0,8)	74±0,3(1,6) 90±2,4 (2,9)	51±1,2(0,7) 57±1,1(0,7)	66±1,7(1,4) 73±2,3 (2,7)

продолжение таблицы 5.7

1	2	3	4	5
2007г.				
Долина р. Лалетина	71±3,5 (8,5)	67±4,3 (11,0)	47±3,9(16,0)	59±3,2(9,4)
Долина р. Б. Сынжул	67±0,9(2,3)	64±0,3(0,9)	40±3,2(13,9)	50±2,3(8,1)
Долина р. Лалетина, здоровые деревья				
2002г. 2003г.	72±1,1 68±1,0	75±2,1 77±3,5	63±2,1 39±0,9	67±1,5 55±2,1
Долина р. Лалетина, больные ржавчинным раком деревья				
2002г. 2003г.	63±1,4 76±2,7	67±1,5 60±1,0	76±2,7 77±1,2	77±1,2 62±0,9

В числителе – крайние значения признака, в знаменателе – средние.

Таблица 5.8 - Размеры пыльцевых зерен, хр. Хамар-Дабан, Западный Саян (в числителе – крайние значения, в знаменателе – средние)

Год исследований	Высота над у.м., м *	Тело		Воздушный мешок	
		длина	высота	длина	высота
1	2	3	4	5	6
Хр. Хамар-Дабан					
1991	450 (130)	60-68 62±3,1	61-74 65±4,3	31-41 36±2,9	42-51 46±2,7
	1200 (110)	61-74 67±2,9	59-68 65±1,8	42-59 50±3,5	50-62 54±2,7
1992	450 (130)	75-92 85±0,9	69-78 75±1,2	45-66 55±0,3	50-78 58±0,5
	450 (120)	69-85 73±1,0	67-94 74±0,2	41-54 46±1,6	61-74 64±1,1
	1200 (130)	64-78 70±1,8	62-78 70±1,4	40-48 44±1,3	52-62 59±1,5
1993	450 (130)	62-77 72±1,9	70-76 73±0,9	37-43 42±1,0	56-63 60±1,1
	450 (120)	72-79 73±1,1	69-79 73±0,7	39-46 43±0,5	60-64 63±0,4
	450 (75)	67-79 73±1,2	65-74 73±0,9	37-47 42±1,0	56-62 59±0,7
	450 (10)	71-77 75±0,8	67-74 72±0,9	39-49 44±0,8	53-65 60±1,0
	1200 (130)	67-76 70±0,9	60-73 66±0,6	32-44 38±0,8	51-70 55±1,1

продолжение таблицы 5.8

1	2	3	4	5	6
1995	450 (130)	63-75 70±2,0	78-86 82±1,2	46-54 50±0,9	67-74 69±1,1
	450 (120)	62-70 69±0,7	75-87 80±1,5	44-50 49±0,8	66-75 71±1,1
	450 (75)	62-95 71±4,2	68-81 75±2,3	41-47 44±2,2	57-74 63±2,1
	450 (10)	58-68 64±1,7	68-77 72±1,5	41-45 43±0,7	58-64 61±0,8
	1200 (130)	57-69 63±1,0	63-72 69±0,8	38-50 43±0,9	64-63 58±1,1
Хр. Ойский, Западный Саян					
1992	1400	60-92 76±1,3	61-90 76±1,6	42-50 46±1,5	55-81 68±2,1
2006	500	61-69 65±1,7	61-69 65±1,5	36-40 39±0,9	54-60 57±1,3
	1400	61-37 64±1,5	43-66 55±7,0	33-41 37±2,1	50-58 54±1,4
2007	1200 здоровые	63-66 65±1,7	63-66 65±1,5	37-40 39±0,9	56-58 57±1,3
	1200 усыхающи	63-65 64±1,5	54-58 56±7,0	35-38 37±2,1	54-56 55±1,4
2008	700	62-67 65±1,7	63-67 65±1,5	37-40 39±0,9	56-58 57±1,3
	1200	62-66 64±1,5	48-62 55±7,0	35-39 37±2,1	52-56 54±1,4

*- в скобках приведено расстояние до Байкальского ЦБК, км

Пыльца различной жизнеспособности отличалась по содержанию физиологически активных и питательных веществ. Состав пыльцевых зерен в некоторой степени характеризует их качество (способность к прорастанию), т.к. в момент прорастания ПТ развиваются, главным образом, за счет собственных запасов. Гистохимический анализ ПЗ проводился для деревьев,

растущих в низкогорье и среднегорье Восточного Саяна, на побережье оз. Байкал (низкогорье) и на верхней границе леса хр. Хамар-Дабан.

Гистохимический анализ показал, что пыльца пихты сибирской бедна питательными и физиологически активными соединениями. Она относится к так называемому «жировому типу» (реакция на крахмал была отрицательной), хотя считается, что у всех голосеменных встречается более примитивный «крахмальный тип» (Поддубная-Арнольди, 1976). Возможно, поэтому при проращивании *in vitro* пыльца пихты сибирской, независимо от места сбора образцов (условий произрастания) хуже прорастает на питательных средах, не содержащих сахарозу (Гл. 6). Положительную реакцию на жиры давали только 4,5-13,6% ПЗ деревьев, растущих в низкогорье, и до 47,0-66,0% – в среднегорье. В отрогах Восточного Саяна реакция на пероксидазу проявлялась у 9,1-30,3% ПЗ в низкогорных и 15,0-58,1% – в усыхающих среднегорных древостоях (670-720 м у.м., верховья р. Калтат), а на свободные аминокислоты – до 66,7% и 33,3%, соответственно.

Биохимический состав пыльцы. Исследования биохимического состава пыльцы на ПП в отрогах Восточного Саяна (№1 – 530 м над у.м., морфологически здоровые, и № 2 (640-680м над ур.м., здоровые), № 3 (680-720 м над ур. м., усыхающие) подтвердили, что она бедна углеводами. Содержание их у деревьев, растущих в оптимальных условиях (ПП 1), составляло 11,5% и увеличивалось более чем в два раза в условиях стресса (ПП 2), существенно повышалось и содержание свободных аминокислот, наблюдались изменения состава у деревьев различного состояния. В пыльце идентифицировано 20 свободных аминокислот, 2 амида (рисунок 5.29). Наблюдалась также тенденция к накоплению фенольных соединений в условиях стресса, и особенно у усыхающих деревьев (таблица 5.9).

Таблица 5.9 – Биохимический состав пыльцы пихты сибирской (мг/г а.с.в.)

Суммарное содержание*	п/п №1	п/п №2	
		здоровые	усыхающие
Углеводы	11.50	24.80	29.50
Свободные аминокислоты	64,68	112,8	107,45
Цистеиновая кислота	1,58	1,26	1,64
Аммиак	4,59	4,12	5,80
Фенольные соединения	4,51	5,22	6,24

* - средние для 3-х биологических повторностей значения, ошибка ± 0,2-0,4%.

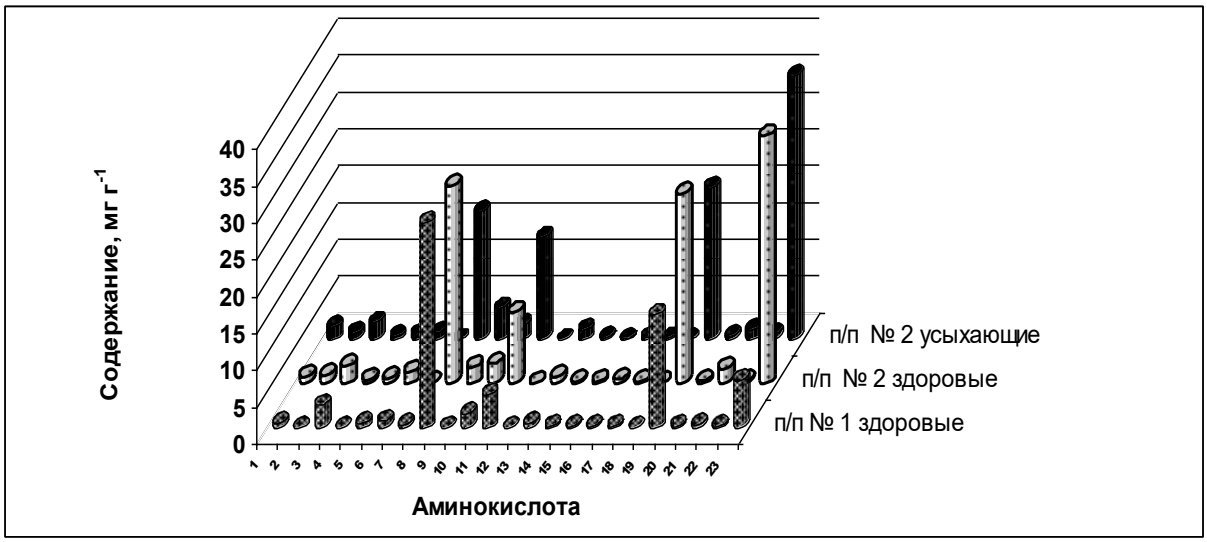


Рисунок 5.29 - Содержание свободных аминокислот в пыльце пихты сибирской, Восточный Саян: 1 – аспарагиновая кислота, 2 – аспарагин, 3 – глутаминовая кислота, 4 – глутамин, 5 – треонин, 6 – серин, 7 – α-аминоадипиновая кислота, 8 – пролин, 9 – оксипролин, 10 – глицин, 11 – аланин, 12 – цитруллин, 13 – валин, 14 – изолейцин, 15 – лейцин, 16 – тирозин, 17 – фенилаланин, 18 – β-аланин, 19 – ГАМК, 20 – орнитин, 21 – лизин, 22 – гистидин, 23 – аргинин.

Основную часть фонда свободных аминокислот (свыше 70% от общего количества) составляют аминокислоты глутаминового пула: пролин, ГАМК, аргинин, что характерно для различных тканей большинства хвойных (Судачкова, 1977). Наибольший вклад в группу глутаминовой кислоты в пыльце пихты вносят пролин (43,0% суммы свободных аминокислот) и ГАМК (23,7%

суммы свободных аминокислот). Накопление их, как и низкое содержание аспарагиновой кислоты, треонина, серина, тирозина, глицина, валина, лейцина, орнитина, гистидина и отсутствие цистеина и метионина определяет специфику аминокислотного обмена ПЗ пихты сибирской.

Результаты исследований показали, что общее содержание свободных аминокислот в пыльце у здоровых и усыхающих деревьев, растущих в условиях среднегорья, почти в 1,5 раза превышает их содержание в ПЗ деревьев, растущих в низкогорных условиях. В условиях стресса наблюдается тенденция к накоплению фенольных соединений, особенно у усыхающих деревьев; у усыхающих деревьев резко возрастает суммарное содержание растворимых углеводов. Наиболее значительно (в 11,0-19,2 раза) увеличивается содержание амидов - аспарагина и глутамина, однако доля их в составе пыльцы остается достаточно низкой - около 1,4%. Более чем в 2,5 раза увеличивается содержание аргинина, аспарагиновой кислоты, аланина, орнитина, цитруллина, а также углеводов. В то же время, содержание ключевых в азотном обмене аминокислот: пролина и глутаминовой снижается в 1,3-1,6 раз. Изменяется и соотношение свободных аминокислот: значительно увеличивается доля аргинина (29,8-33,4% суммы аминокислот по сравнению с 10% в низкогорье), а также аланина и лизина. Содержание пролина, глутаминовой кислоты и ГАМК уменьшаются с 71,5% до 37,7-48,9%.

Изменения затрагивают не только количественный, но и качественный состав ПЗ. В частности, только у здоровых деревьев в ПЗ идентифицировалась участвующая в биосинтезе лизина α-аминоадипиновая кислота, а у деревьев, растущих в среднегорье, появлялся также оксипролин в свободном виде, а β-аланин обнаружен только в пыльце усыхающих деревьев. У них также отмечается максимальное накопление оксипролина, гистидина, аммиака, углеводов и фенолов, а также серусодержащих аминокислот (цистеиновой и таурина). В то же время, содержание серина, аспарагина, глицина, ГАМК, лизина, лейцина заметнее повышается в среднегорье у морфологически здоровых деревьев, чем у усыхающих.

В целом можно заключить, что на качество пыльцы оказывают влияние как абиотические (загрязнение, усыхающие древостои), так и биотические (системное поражение фитопатогенами) факторы. Результаты позволяют рекомендовать использовать пыльцу пихты сибирской как биоиндикатор нарушения гомеостаза деревьев (в т.ч. и неблагополучия экологической обстановки), даже когда видимое поражение спорофита еще не началось.

Для оценки видоспецифичности ответной реакции мужских генеративных структур пихты сибирской на экологические факторы были проведены сравнительные исследования микроспорогенеза и жизнеспособности пыльцы у близкого темнохвойного вида, характерного для лесных экосистем Сибири – ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.), растущей в этих же биеценозах. Исследования показали, что как и у пихты сибирской мейоз характеризуется сильной степенью асинхронности: в пределах одного дерева в одном микроспорангии одновременно наблюдались профазы первого деления и формирующиеся ПЗ (Бажина и др., 2019, 2020), однако деления проходят быстро и регулярно, частота аномальных микроспороцитов (до 45,0%) максимальна на стадии тетрад (таблицы 5.10). При развитии пыльцы наряду с регулярными также были обнаружены ПЗ с одним воротничковым (0,2-1,01%) или четырьмя воздушными мешками (0,28%), а также сросшиеся (0,1%). Однако, в отличие от деревьев пихты аномалии хорошо элиминируются, частота аномалий ПЗ достаточно низкая – не превышает 1,94%. В интродукционных популяциях, как и у пихты сибирской, мейоз начинался при меньшей, чем в естественных популяциях, сумме температур ≥5°С (21,7 град./дн.) (Бажина и др., 2020), что обусловлено различиями условий произрастания: радиационный и тепловой режим леса и города значительно различаются (Хромов, 1983). Частота встречаемости аномалий – низкая (таблица 5.11).

Функциональные свойства пыльцы ели сибирской при интродукции при проращивании *in vitro*, как и в популяциях на северо-восточной границе с городом (нацпарк «Красноярские Столбы», долина р. Б. Сынжул, граница),

(таблицы 5.10-5.11) свидетельствуют о высоком репродуктивном потенциале вида и приспособленности к резко континентальному климату.

Таблица 5.10 - Частота встречаемости аномальных мейоцитов, %.

Стадия мейоза	Частота встречаемости аномалий, %		
	(п/п № 1)	(п/п № 2)	(п/п № 3)
Профаза I			
агглютинация хроматина	-	-	0-33,3
хаотическое расположение бивалентов	-	0-4,8	-
Метафаза I			
выбросы	0-2,5	0-1,4	0
агглютинация	-	0-6,9	-
2 группы хромосом	0-1,3	-	-
хаотическое расположение хромосом	-	0-1,4	-
Ана- телофаза I			
отстающие	0-1,5	0-1,9	1,3-2,7
3-полюсные	-	-	0-1,4
удлиненные хромосомы	-	-	0-2,7
мост	-	-	0-1,4
Диада			
Триада на стадии диад	-	0-3,3	-
Метафаза II			
выбросы	0-1,2	0-1,5	0-4,9
хаотическое расположение	0-1,2	-	-
мосты	0-1,2	-	-
агглютинация	-	0-5,8	-
3 группы хромосом	-	0-2,9	-
Ана-телофаза II			
отстающие	0-1,3	-	0-0,7
хаотическое расположение хромосом	-	0-2,5	0-0,7
агглютинация	-	0-2,5	-
мосты	0-1,3	0-2,5	-
3-хполюсные	0-2,2	-	-
Асинхронное развитие	0,2-2,5	0,7-1,9	-
Тетрада			
Триады	3,5-45,0	0-28,6	0-13,6
Полиады	-	0-6,9	-

- центр насаждения, ПП № 2 - на опушке, ПП № 3 - северный склон.

Удовлетворительная жизнеспособность пыльцы при интродукции в условиях Сибири (Дендрарии Института леса) наблюдалась не только у деревьев ели сибирской (родина – лесные биоценозы Алтая), но также и североамериканских (*Picea mariana* B.S.P. и *P. pungens* Engelm.), азиатского (*P. glehnii* (F. Schmidt) Mast.) и европейского (*P. abies* (L.) H. Karst.) видов. Прорастание пыльцы у них (за исключением *P. abies*) было стабильно высоким, длина пыльцевых трубок превышала диаметр ПЗ. Мы полагаем, что высокая чувствительность мужских генеративных структур к неблагоприятным факторам среды является особенностью пихты сибирской, которая приводит к критическим нарушениям онтогенеза мужских репродуктивных структур.

Таблица 5.11 - Частота встречаемости аномальных микроспороцитов ели сибирской при интродукции, %.

Фаза	Нарушения	%
П1	Агглютинация хромосом в кольцо в диакенезе	0,76
М1	Выброс хромосом вне веретена деления	2,05
	Агглютинация хромосом в кольцо	0,41
	3 группы хромосом	0,41
А1	Отстающие	1,03
	Мост	1,03
	Хаотическое расположение хромосом	1,03
А2	Выброс хромосом вне веретена деления	1,37
	Хаотическое расположение хромосом	1,37
	3-полюсная	2,74
	Мост	1,37
Т2	3-полюсная	25,5
тетрада	Триада	4,22

5.6. Мегаспорогенез

Douglas fir and larch megagametophytes are unusual among conifers as they are able to form mature receptive eggs even in the absence of pollination.
J. Owens

Локализация и сроки заложения примордиев мегастробилов у хвойных различны даже в пределах одного семейства (Козубов, 1974). У пихты сибирской женские почки закладываются на побегах текущего года, субэпидермально, в виде бугорка меристематической ткани одна у основания побега, вторая – ближе к апексу (рисунок 4.2а-б).

5.6.1. Формирование женских почек

В начале июля (1–5 июля) женские почки, как правило, уже четко различимы на верхней стороне побега. В это время почка представляет собой бугорок однородной меристематической ткани размерами от 51,5х53,8 до 68,4х94,1 мкм, в которой идут митотические деления (рисунок 5.32, таблица 5.15). Сумма эффективных температур за этот период составила 247,1º С (среднегорье, рассчитана по данным м/с Туран, 700м у.м.) и 255º С (высокогорье, 1450 м у. м., м/с Оленья речка). Исследования показали, что сроки заложения генеративных почек в разновысотных горных древостоях Саян и на южной границе ареала в Западной Сибири (Некрасова, 1970) проходит в достаточно близкие сроки.

В самом начале развития в центре апекса почки выделяются более мелкие клетки. В первой декаде июля на флангах апекса начинается дифференциация: отчленяются спирально расположенные бугорки – зачатки будущих кроющих чешуй (КЧ) или брактей. Почки быстро растут – в конце второй декады июля (18.07.2019) размер их увеличивается более чем в два раза (113х96 мкм). По мере дифференциации у основания КЧ начинает оформляться мегаспорангий (семенная чешуя – СЧ), как и у всех голосеменных довольно массивный. Отдельные клетки внешнего слоя зачатка СЧ дают интенсивное ярко-голубое окрашивание на белки.

5.6.2. Развитие мегастробилов

В середине августа женские шишки достигают 2,14±1,42х2,04±1,83 мм, КЧ – 0,37х0,35 мм, хотя размеры значительно варьируют (коэффициент вариации – 31,3-52,1%). В течение всего августа идут активные деления, и к концу третьей декады (28.08) шишки увеличиваются до 7,50-8,72мм, КЧ – до 2,10х0,45-0,55 мм, зачаток семенной чешуи – 0,64х0,51 мм (рисунок 5.32е). На этой стадии шишки уходят в зимний покой. Внешне они выглядит обильно засмоленной почкой в виде конуса высотой и диаметром около 0,6-0,8см.

Таблица 5.15-Фенология развития, в скобках сумма температур, $t_{эф} \geq 5^oC$

Стадия развития	Сроки и сумма эффективных температур ($t_{\geq 5^oC}$)	Местопроизрастания
Заложение примордиев мегастробилов	1-5.07 1993-1995 (247,1) 3-5.07.1993-1995, 2019 (255)	Древостои ХД Средне- и высокогорье ЗС
Дифференциация почек	5-23.07.2019 (460,9)	среднегорье хр. Арадан
Формирование кроющих и семенных чешуй	1-28.08.1995 (более 510) 4.08.2019 (500)	низко- высокогорье ХД, среднегорье ЗС
Формирование семязачатка	10-13.08 (450)	высокогорье ЗС
Археспориальные клетки	8-25.04.95 (0,9-6,4) 10-12.04.98, (0, $t_{\geq 0^oC}$ =20,9*)	среднегорье ВС
Мегаспороцит, деления	07-25.05.1995 (60,4)	среднегорье ВС
Развитие ЖГ, в т.ч.: СВЯД	13-18.06.97 (293,7) 13.06.98 (235,1) 2-22.06.92, 18.06.90 (203,7) 15-18.06.90 (210)	среднегорье ВС среднегорье ВС высокогорье ХД низко- и среднегорье ХД
Клеточный ЖГ, инициали архегониев, пенистая стадия	9-13.06.98 (197,6-235,1) 24.06.90 (380,5)	среднегорье ВС низко- и среднегорье ХД
Вакуолизированные архегонии	18.06-3.07.97 (331,3-460,9) 22.06-5.07.91, 27.06-5.07.90 26.06.91 (380)	среднегорье ВС низко- среднегорье и высокогорье ХД
Формирование яйцеклетки и БКК	23-27.06.97 (378,5-425,6) 22.06.91 (380)	среднегорье ВС высокогорье ХД
Зрелые архегонии	30.06.97-3.07.97 (451,3-460,9), 9-12.07.91 (495)	среднегорье ВС низко- и среднегорье ХД

* - сумма температур $t \geq 0^oC$

В середине августа женские шишки достигают 2,14±1,42х2,04±1,83 мм, КЧ – 0,37х0,35 мм, хотя размеры значительно варьируют (коэффициент вариации – Развитие возобновляется в апреле (1-2 декады), когда уже при минимуме тепла ($t_{\geq 0^oC}$ =8,7ºС) и в семенной и в кроющей чешуях наблюдаются активные митотические деления (рисунки 5.33, 5.34). Субэпидермальный слой делится периклинально, внутренние ткани СЧ –антиклинально и периклинально, деления продолжаются до конца мая.

Во второй декаде апреля, когда семенные чешуи достигают половины высоты кроющих чешуй, на адаксиальной поверхности идентифицируется нуцелярный бугорок – будущий семязачаток (рисунки 5.33е, 5.35).Меристематический бугорок семязачатка состоит из мелких паренхимных клеток, который обрастает интегументом, появляющимся в его основании в виде кольцевого валика. Уже на ранних этапах развития начинается ее поляризация – четко выражены халазальный и микропилярный полюсы. Большая часть клеток семязачатка (в периферической части) дает интенсивное окрашивание на белки, клетки центральной части – более крупные и окрашиваются менее интенсивно.

Развитие возобновляется в апреле (1-2 декады), когда уже при минимуме тепла ($t_{\geq 0^oC}$ =8,7ºС) и в семенной и в кроющей чешуях наблюдаются активные митотические деления (рисунки 5.33, 5.34). Субэпидермальный слой делится периклинально, внутренние ткани СЧ –антиклинально и периклинально, деления продолжаются до конца мая.

Во второй декаде апреля, когда семенные чешуи достигают половины высоты кроющих чешуй, на адаксиальной поверхности идентифицируется нуцелярный бугорок – будущий семязачаток (рисунки 5.33е, 5.35). Меристематический бугорок семязачатка состоит из мелких паренхимных клеток, который обрастает интегументом, появляющимся в его основании в виде кольцевого валика. Уже на ранних этапах развития начинается ее поляризация – четко выражены халазальный и микропилярный полюсы. Большая часть клеток семязачатка (в периферической части) дает интенсивное окрашивание на

белки, клетки центральной части – более крупные и окрашиваются менее интенсивно.

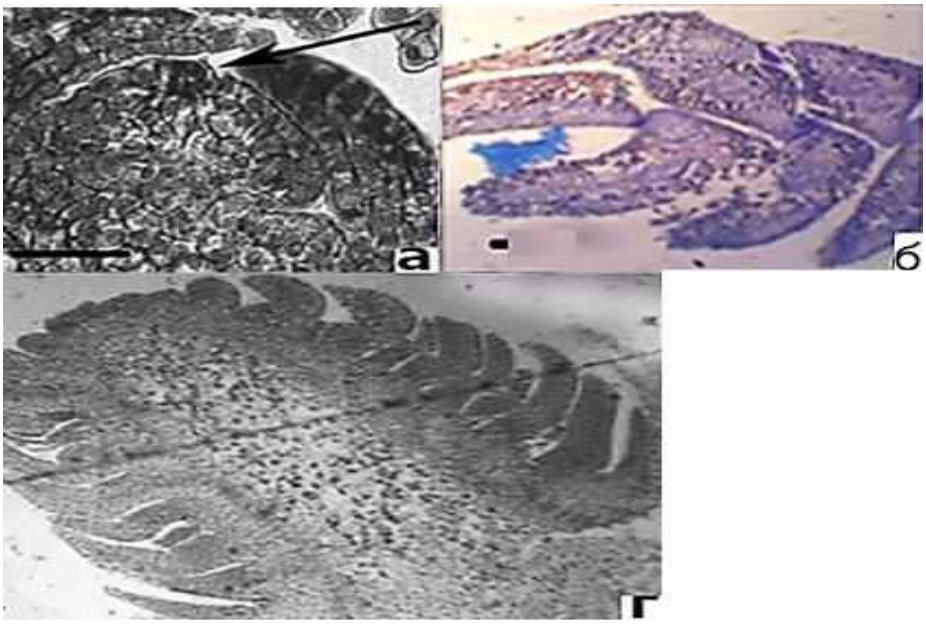


Рисунок 5.32 - Развитие женской шишки: а – апекс женской почки, в центре (стрелка) клетки более мелкие; б – в пазухе КЧ дифференцируются СЧ, 1.08.2012; а-б – среднегорье Западного Саяна, г – высокогорье хр. Хамар-Дабан. Масштабная линейка – 50мкм.

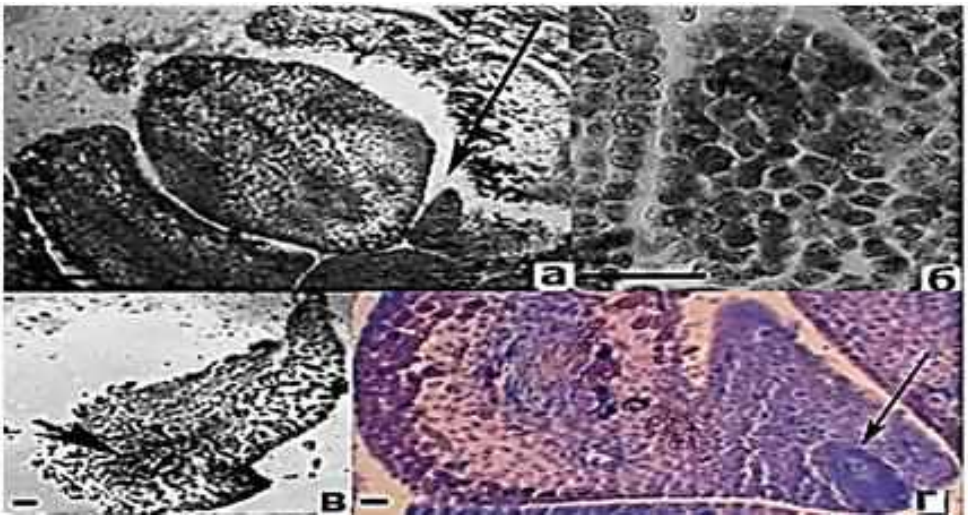


Рисунок 5.33 - Развитие шишки: а-б – в пазухе кроющих чешуй дифференцируются СЧ (стрелка), 8-10.08.2019г.; в-г – дифференциация СЧ, семяпочка (стрелки); а-б –Западный Саян, в-7 – Восточный Саян. Масштабная линейка – 50мкм.

В начале мая в семяпочке сформированы: внешний эпидермис, состоящий из 2–3 слоев клеток, ниже которого 4–6 внутренних слоев клеток, примыкающие

к крупным клеткам тапетума; в центре тапетума лежат археспориальные клетки. Тапетум в этот период нерегулярно двухслойный с крупными 2–3-ядерными клетками. У голосеменных (Singh, 1978) нуцеллус с одной или несколькими гиподермальными археспориальными клетками делится периклинально, формируя внутрь первичные спорогенные клетки и внешний первичный париетальный слой, который позже образует массивную ткань.



Рисунок 5.34 - Морфогенез мегастробила: 1 декада июля (а), август-сентябрь (б), апрель, покровные чешуи удалены (в), период пыление (г-д), 3 декада мая, август (е).

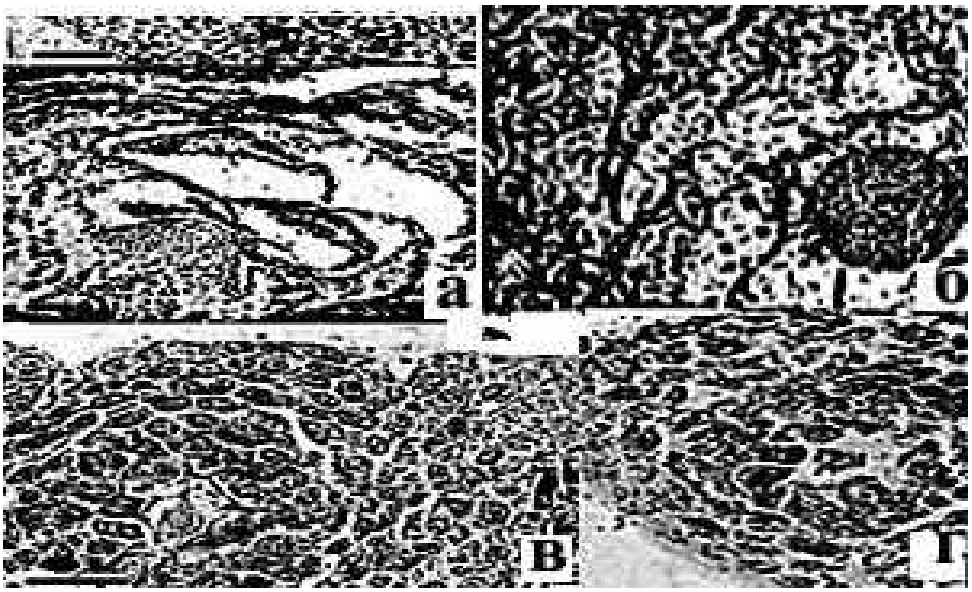


Рисунок 5.35 - Весеннее развитие семяпочки: а-б – семяпочка, х40, 12.04.98; в-г – МКМ в центре нуцеллуса семяпочки, х40, 07-09.05.95, низкогорье хр. Восточный Саян.

У пихты сибирской нуцеллус семяпочки делится периклинально, формируя внешний париетальный слой, внутрь – спорогенные клетки (рисунок 5.35), окруженные крупными, угловатыми, 2–3-ядерными, интенсивно окрашенными клетками тапетума. У голосеменных несколько клеток могут функционировать как материнские клетки мегаспор (МКМГ); у пихты сибирской в конце первой декады мая ($t_{\geq 5^oC}$ = 18,7ºС, 1995 г.) четко выделилась одна – она крупнее, лучше прокрашивается, имеет крупное ядро и толстую оболочку развилась в материнскую клетку мегаспоры (рисунок 5.34ж-и). В высокогорных экосистемах развитие материнская клетка мегаспоры несколько отстает в связи с низким температурами либо возвратными заморозками.

5.6.3. Мейоз при мегаспорогенезе

В апреле (12-25.04) в мегаспорангиях наблюдались археспориальные клетки; МКМГ, окруженная концентрическими слоями клеток, четко идентифицировалась только в первой декаде мая. В горных экосистемах Сибири мейоз проходит до пыления, во второй–третьей декадах мая ($t_{\geq 5^oC}$=43,5ºС, 1995г). Профаза первого деления начинается еще в период полного смыкания чешуй на стадии «закрытая шишка». В конце первой декады мая в низко- и среднегорных районах крупная сферическая МКМГ с толстой стенкой, окруженная крупными, интенсивно окрашенными, угловатыми клетками тапетума, находится на стадии профазы первого деления (лептотена или пахитена) (рисунок 5.36).

МКМГ претерпевает мейоз во второй-третьей декадах мая, в результате чего уже в середине третьей декады мая ($t_{\geq 5^oC}$ = 60,4ºС) формируется линейная тетрада мегаспор с последующим образованием клеточных перегородок (рисунок 5.36в-е). Клеточные перегородки закладываются по симультантному типу. Ядра клеток тапетума МКМГ в процессе мейоза увеличиваются, отделены от других оболочками, некоторые – 2-ядерные. Оболочки четко идентифицировались уже на стадии формирования тетрад у трех нижних клеток. Из сформированных мегаспор функциональна только одна, расположенная ближе к халазальному концу, она крупнее и в дальнейшем становится

материнской клеткой женского гаметофита (ЖГ), остальные – быстро дегенерируют, вероятно, обеспечивая ее питание. В конце мая (25.05.95) в отдельных семяпочках у микропилярного полюса еще видны дегенерирующие мегаспоры. Мегаспорогенез начинается на неделю-две позже микроспорогенеза, при большей сумме эффективных температур, завершается в течение 7-10 дней, проходит асинхронно.

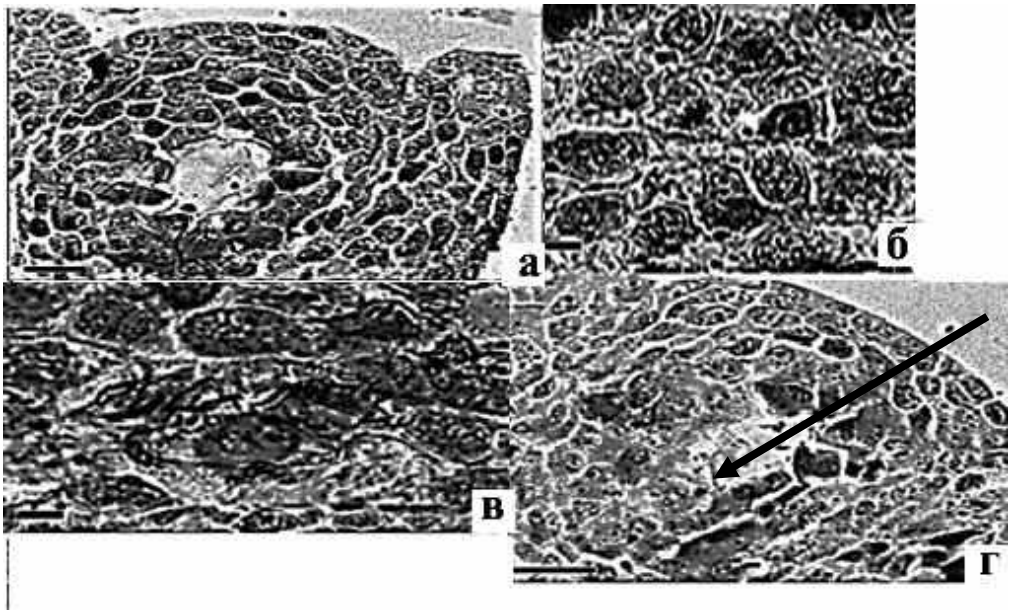


Рисунок 5.36 - Мейоз при мегаспорогенезе Восточный Саян, низкогорье: а-б – МКМГ на стадии пахитены-диплотены, клетки тапетума хорошо окрашиваются, 7-9.05.95; в – метафаза первого деления, 07-09.05.95, г – крупная функциональная халазальная мегаспора и две дегенерирующие, у них еще видны каллозные оболочки, на микропилярном полюсе – остатки дегенерировавшей мегаспоры, 25.05.95. Масштабная линейка: а,е – 40мкм, б-д-10мкм.

Оболочки четко идентифицировались уже на стадии формирования тетрад у трех нижних клеток. Из сформированных мегаспор функциональна только одна, расположенная ближе к халазальному концу, она крупнее и в дальнейшем становится материнской клеткой женского гаметофита (ЖГ), остальные – быстро дегенерируют, вероятно, обеспечивая ее питание. В конце мая (25.05.95) в отдельных семяпочках у микропилярного полюса еще видны дегенерирующие мегаспоры. Мегаспорогенез начинается на неделю-две позже

микроспорогенеза, при большей сумме эффективных температур, завершается в течение 7-10 дней, проходит асинхронно.

Динамика развития также, как и при микроспорогенезе, определяется температурой воздуха. Как правило, МКМГ идентифицируются уже в начале мая при минимальной сумме эффективных температур - $t_{\geq 5^oC}$ = 16,2-18,7º С (низкогорье Восточного Саяна, 1995 и 2003 гг.). В то же время, при затяжной и холодной весне (1998 и 2004 гг.), развитие шло медленнее, и МКМГ сформировалась только во второй декаде мая ($t_{\geq 5^oC}$ = 24,9ºС). Деления МКМГ проходят асинхронно в разных семяпочках даже одной шишки – в один срок наблюдались и различные стадии мейоза (метафазы первого и второго делений) и тетрады с дегенерирующими мегаспорами. Наблюдаемые различия в темпах развития семязачатков квалифицируются как норма, асинхронность наблюдается у различных видов сем. *Pinaceae* (Козубов, 1974, Третьякова, 1990).

Молодая мегаспора крупная, сферическая, с большим ядром в центре и достаточно толстой клеточной стенкой (рисунок 5.37г). Клетки, непосредственно прилегающие к мегаспоре, крупные, слабоокрашенные, с крупными ядрами, 2-5 слоев радиально расположенных клеток с плотной цитоплазмой и крупными ядрами. Образование вокруг мегаспоры губчатой ткани характерно для представителей сем. *Pinaceae* (Мошкович, 1992). Показано, что у голосеменных цитоплазма молодых мегаспор содержит маленькие вакуоли, крахмалсодержащие пластиды, митохондрии и диктиосомы, значительную часть у микропилярного полюса клетки занимает эндоплазматический ретикулум (Singh, 1978). В период мегаспорогенеза в клетках нуцеллуса наблюдаются многочисленные митозы. В процессе развития клетки тапетума и прилегающие к ним клетки нуцеллуса разрушаются, содержимое их, очевидно, используется на питание мегаспоры и развивающегося женского гаметофита.

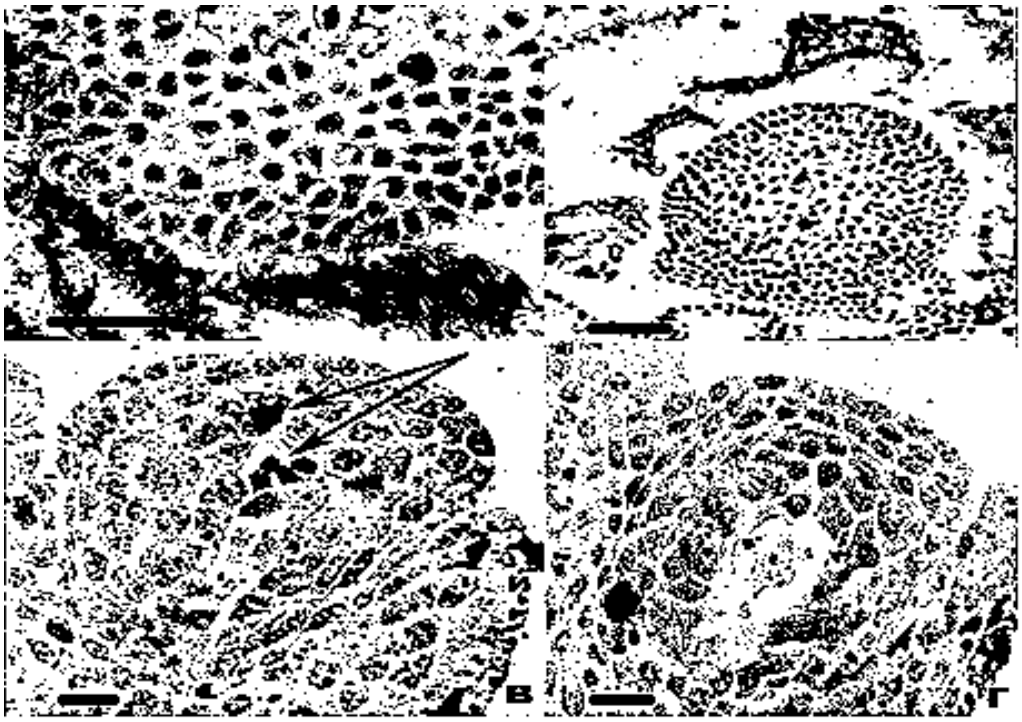


Рисунок 5.37 - Развитие интегумента: а – фрагмент апикальной части семенной чешуи с гиподермальными археспориальными клетками, покровные чешуи – интенсивно окрашены, 8.04.98; б – инициация интегумента 12.04.98; в – формирование интегумента, стрелками показаны деления в МКМГ (анафаза II) и клетках нуцеллуса, И – интегумент, 17.05.95; г – функциональная мегаспора окружена губчатой тканью, вокруг – крупные клетки тапетума, 3-4 слоя субэпидермальных клеток и 2-3 слоя эпидермальных клеток, 25.05.95. Масштабная линейка – 100мкм.

5.6.4. Развитие интегумента

Развитие спорогенной ткани соотносится с инициацией интегумента - покрова семяпочки, который после созревания трансформируется в семенную кожуру. В период зимнего покоя женские почки покрыты несколькими слоями покровных чешуй (рисунок 5.37а). Во 2 декаде апреля, когда размер почки достигает приблизительно 312х314мкм, из внешнего слоя клеток меристемы начинает формироваться интегумент, который обрастает нуцеллус со всех сторон и выполняет защитную функцию (рисунок 5.37б); в это время нуцеллус пихты сибирской уже содержит МКМГ. В период начала делений МКМГ (2 декада мая) интегумент может достигать половины высоты, либо верхнего края

нуцеллуса, к моменту формирования функциональной мегаспоры – немного его превышает (рисунки 5.36г, 5.37в-г). В сформированной семяпочке интегумент частично обрастает нуцеллус со всех сторон, на верхушке не срастается, формируя микропиле. Развитый интегумент у пихты сибирской 3-слойный дифференцирован на наружную эпидерму с довольно крупными толстостенными клетками, срединную трёх-четырёхслойную зону, клетки которой несколько вытянуты радиально, и внутреннюю эпидерму с толстостенными удлиненными клетками, дающими окрашивание на углеводы (рисунок 5.38г-д). Во время развития интегумента в нуцеллусе продолжаются активные деления; апикальная часть его первоначально – выпуклая, затем некоторые клетки ее становятся плоскими, к моменту опыления формируется углубление (так называемая «пыльцевая подушка»), на которой прорастают ПЗ. В период пыления клетки нуцеллуса интенсивно окрашиваются на углеводы, сильно вакуолизированы, в апикальной части плоские, в них хорошо видны крупные ядра . Показано, что у голосеменных клетки нуцеллуса, прилегающие к пыльцевой камере, насыщены пластидами с крупными гранулами крахмала и выполняют в основном трофические функции (Singh, 1978).

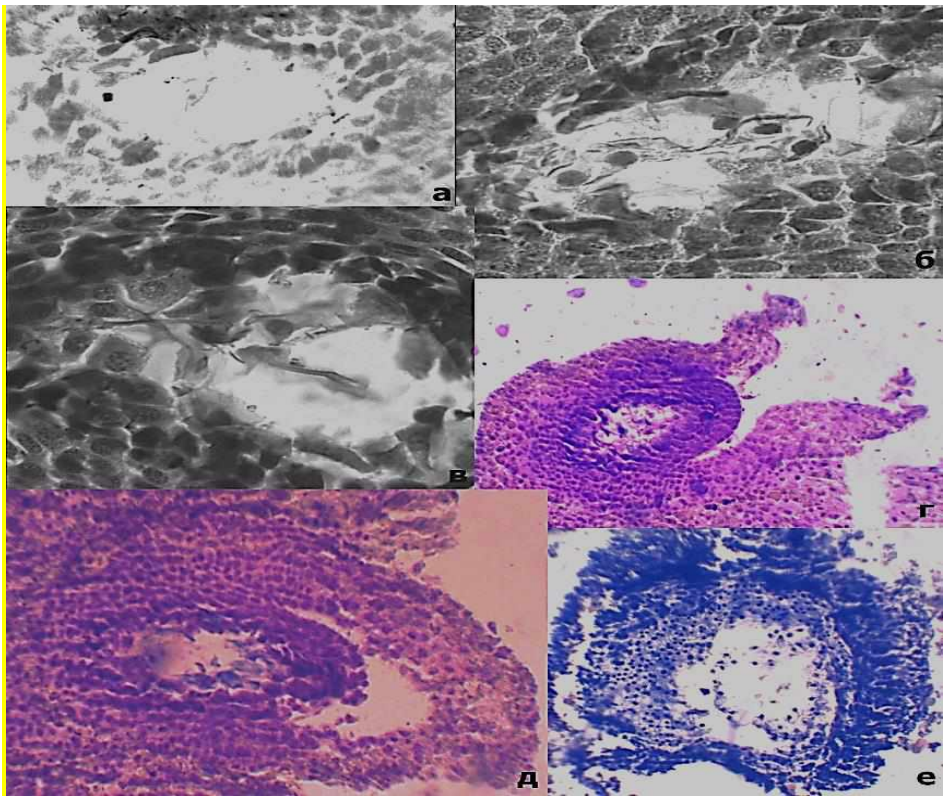


Рисунок 5.38 - Формирование свободноядерного ЖГ: а – ядра в центре, крупные вакуоли – на полюсах; б – 4-ядерный ЖГ, в-д – 16-ядерный ЖГ, ядра связаны мембраной, г-е – семяпочка во время пыления, микропиле открыто (г), нуцеллус со стороны микропиле разрушается (д), 48-ядерный ЖГ, вакуоль – в центре (е); а – низкогорье Восточного Саяна, 25.05.95, е – 5-13.06.98; б-д – высокогорье хр. Хамар-Дабан, 2.06.92.

5.6.5. Развитие женского гаметофита

ЖГ у пихты моноспорический, развивается из халазальной мегаспоры, которая претерпевает серию митотических делений, формируя довольно крупную полость в тканях нуцеллуса; формирование дочерних ядер первоначально не сопровождается образованием клеточных стенок между ними. Формируется свободноядерный (ценоцитный) гаметофит (рисунки 5.39-5.40). Развитие ЖГ у пихты сибирской проходит, как и у других представителей голосеменных (Singh, 1961): деления начинаются до пыления, идут асинхронно – в одной шишке одновременно идентифицируются и разные стадии мейоза МКМГ, и тетрады. Выраженного периода покоя после мейоза одновременно у всех исследованных семяпочек не зафиксировано.

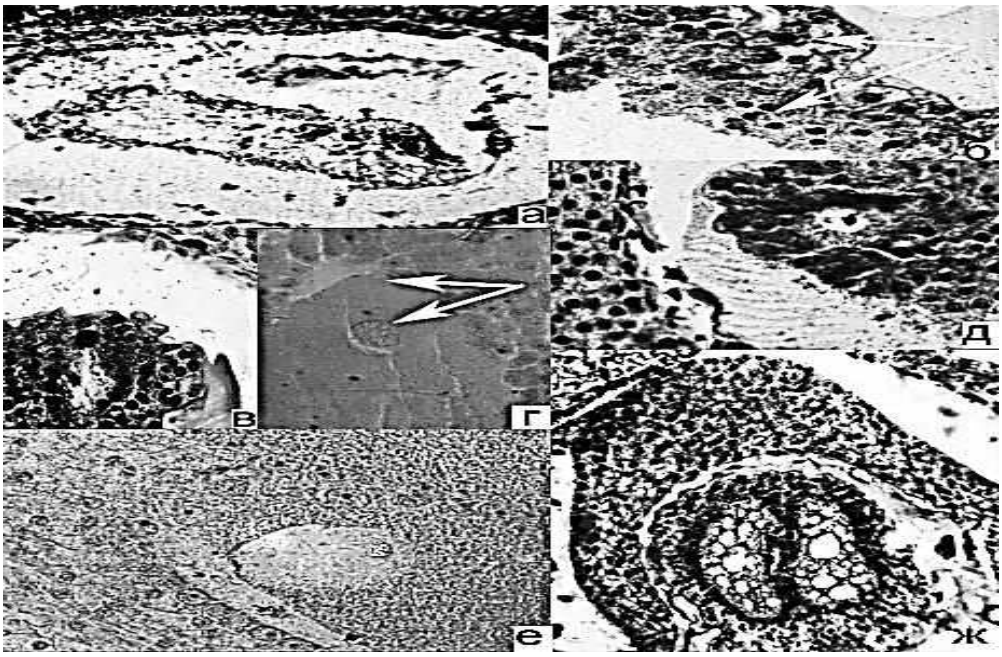


Рисунок 5.40 - Формирование клеточного гаметофита и архегониев, хр. Хамар-Дабан: а, б – начало формирования клеточного гаметофита (стрелками показаны ядра); в – инициаль архегония, ядро центральной клетки интенсивно окрашено, сверху - мелкая инициаль ШК; г –крупное ядро ЯК и деградирующее ядро БКК (стрелки); д – развитие архегония; е – крупная рецептивная вакуоль в ЯК; ж – молодые сильно вакуолизированые архегонии: а-б, д – 6-13.06.98, в – 22.06.91, г – 18.06.97, е – 23.06.97, ж – 22.06-1.07.92.

По окончании мегаспорогенеза нуцеллус достигает размеров 529х326мкм, в его клетках в большом количестве содержится крахмал, нуцеллярный колпачок имеет 9–12 слоев клеток. Крупная вакуоль формируется на халазальном полюсе, сразу под ядром созревающей мегаспоры, поменьше – на микропилярном полюсе, затем мегаспора уменьшается, перемещается в экваториальную зону, начинает делиться, вакуоль на халазальном полюсе еще увеличивается. Хорошо идентифицируется мембрана, объединяющая ядра ЖГ. Развитие проходит достаточно быстро, в низко- и среднегорных биоценозах в 3 декаде мая – 1 декаде июня (период пыления) наблюдается развитый (8–16-ядерный) ЖГ, в высокогорных – в начале 1 декады июня (2.06.91 г., высокогорье хр. Хамар-Дабан).

В процессе формирования ЖГ клетки тапетума, а затем и нуцеллуса вокруг разрушаются, вероятно, обеспечивая его питание, формируется полость. Структуры семяпочки в этот период дают окрашивание на углеводы (розово-сиреневые), тело ПЗ, как и СЯ ЖГ– ярко-голубые – на белки (рисунок 5.42). Развитие ЖГ голосеменных сопровождается ультраструктурными перестройками (Singh, 1978): активизировавшиеся диктиосомы продуцируют множество пузырьков аппарата Гольджи, эндоплазматический ретикулум меняет первоначальную ориентацию, у вакуолей формируются радиальные шероховатые стенки, не связанные с мембраной. Толстые стенки ЖГ видны у пихты и на светооптическом уровне (рисунок 5.41б-в). На 8-ядерной стадии ядра еще расположены на микропилярном полюсе, на халазальном – крупная вакуоль. Затем растущая вакуоль вытесняет ядра к стенкам, ядра локализуются по периферии (конец мая–начало июня, до опыления). В период опыления ЖГ у пихты сибирской свободноядерный, в разрезе насчитывается до 8(16) ядер (рисунок 5.41). Ядра локализуются по всей поверхности зародышевого мешка (и на микропилярном, и на халазальном полюсах), в центре располагается крупная вакуоль, клетки нуцеллуса семяпочки и интегумента окрашиваются на углеводы.

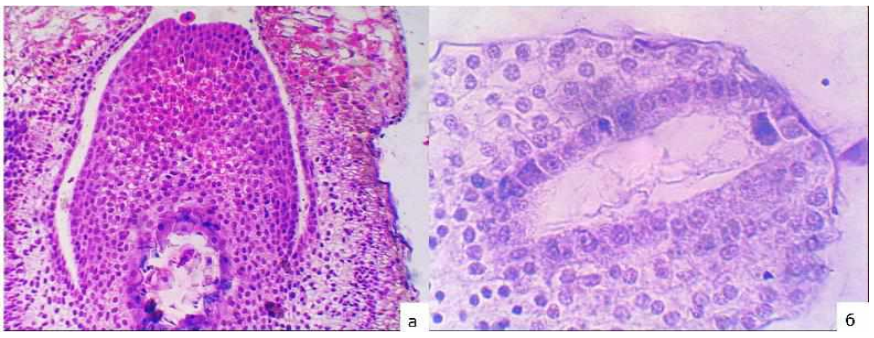


Рисунок 5.41 - Этапы развития семяпочки и архегониев: а – период пыления: на нуцеллусе ПЗ, 22.06.91г.; б – архегоний: центральная клетка на пенистой стадии, в верхней части окрашенное ядро, выше – ШК, 24.06.91, хр. Хамар-Дабан.

Нуцеллус формирует небольшое углубление для ПЗ. Сразу после опыления ядра располагаются тонким слоем асимметрично, некоторые примыкают к мембране ЖГ (в разрезе насчитывается 48 ядер), в центре

располагается крупная вакуоль; каких-либо зависимостей морфологии ядер от их положения относительно мембраны на светооптическом уровне не отмечено.

В конце первой декады июня по периферии ЖГ перпендикулярно мембране ЗМ начинают формироваться клеточные стенки, к этому моменту в разрезе насчитывалось около 233-250 свободных ядер. У пихты сибирской клеточные стенки ЖГ закладываются от периферии к центру, как и показано ранее для хвойных, когда количество свободных ядер достигает определенного числа, например, для *Pinus* – около 2000 (Ferguson, 1901, 1904). Развитие клеточного ЖГ у пихты также проходит асинхронно даже в разных семяпочках одной шишки. Так, например, 18.06.97 в шишке (дерево 10ст, низкогорье Восточного Саяна) наблюдались и свободноядерная стадия ЖГ, и клеточный гаметофит с вакуолизированными архегониями.

5.6.6. Развитие архегониев

В завершение периода формирования клеточного гаметофита (низкогорье - 18.06.97г., 13-18.06.98г.) крупные клетки ЖГ делятся на более мелкие, несколько клеток на микропилярном конце не делятся, напротив, увеличиваются, формируя инициали архегониев, первоначально узкие и длинные, с заметным крупным ядром, непосредственно над которым располагается инициаль шейковых клеток (ШК) (рисунок 5.40в, 5.42). Архегонии у пихты одиночные, каждый окружен собственным слоем обкладки, с крупными ядрами, располагаются терминально (рисунок 5.41ж, 5.42б). В клетках нуцеллуса в это время идут интенсивные деления (рисунок 5.43а), слой клеток, примыкающих к архегонию, дифференцируется и формирует обкладку (рисунки 5.42б, 5.43в).

Ядра клеток обкладки большие, хорошо прокрашиваются, в них идентифицируется чаще 1, реже 2–3-ядрышка. В одноядерных клетках они крупнее, в многоядерных – более мелкие и окрашиваются менее интенсивно. Центральная клетка архегония во второй – третьей декадах июня (13.06.98 г., низкогорье Восточного Саяна и 24.06.90 г. – высокогорье хр. Хамар-Дабан) приобретает пенистое строение и вакуолизируется в течение одной–двух недель, в самой верхней ее части располагается ядро (рисунки 5.42б, 5.43в-е).

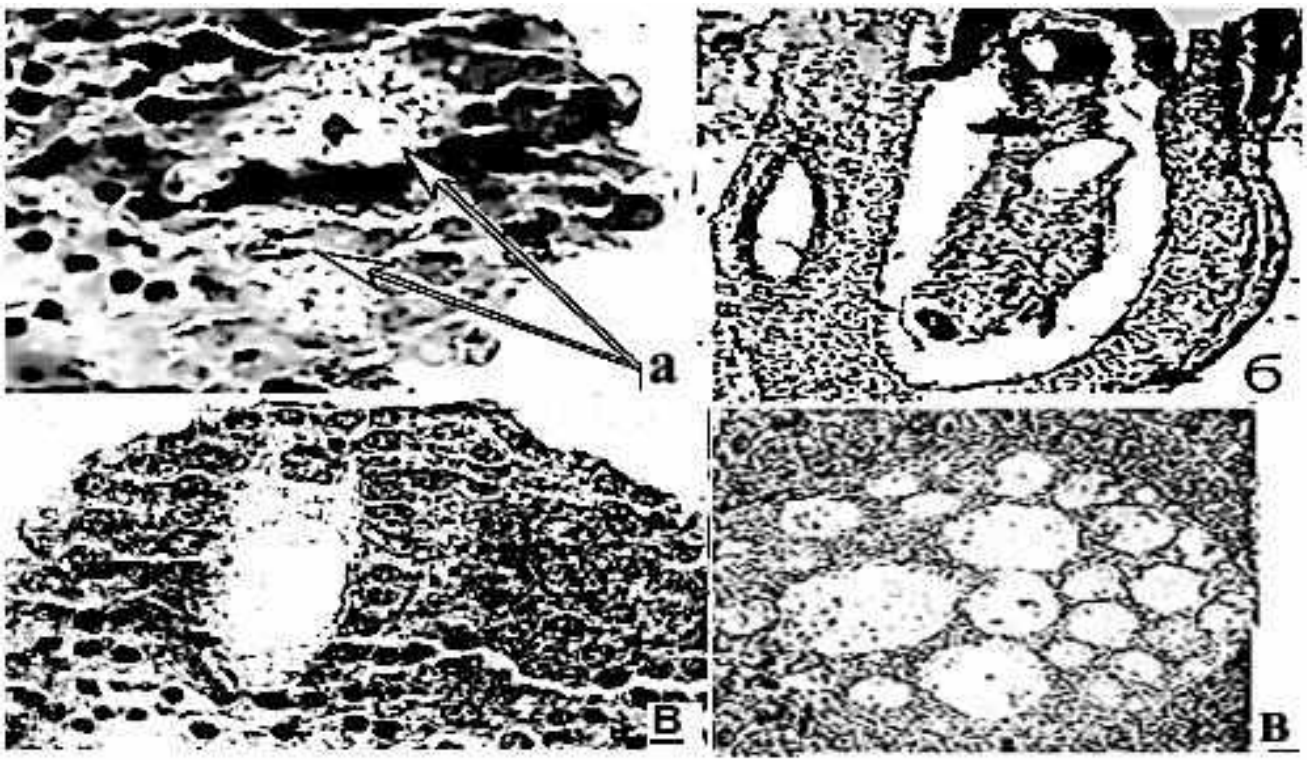


Рисунок 5.43 - Формирование архегониев: а – молодой архегоний и метафазы в клетках ЖГ (стрелки), 13.06.97, х10; б – 4 архегония, 22.06.91; в,г – вакуолизированный архегоний, 5.07.91; а-б – низкогорье Восточного Саяна, 5.07 95г., в-г – высокогорье хр. Хамар-Дабан, 3.07.90г.

Архегонии быстро увеличиваются, приобретают овальную форму, размеры их несколько варьировали у разных деревьев (таблица 5.16). Вакуолизированные архегонии у пихты идентифицируются в конце второй декады июня в низкогорных (18.06.97, сумма эффективных температур - $t_{\geq 5^oC}$=331,3ºС) и с начала третьей декады июня – до середины первой декады июля в высокогорных районах гор Южной Сибири (3.07.90,22.06-05.07.91, 1.07.92г, хр. Хамар-Дабан). Крупная вакуоль формируется со стороны халазы (рисунок 5.43в). Далее центральная клетка делится ($t_{\geq 5^oC}$ = 378,5ºС), формируя большую яйцеклетку (ЯК) – к центру, и маленькую эфемерную брюшную канальцевую клетку (БКК), примыкающую к шейке (рис. 5.44). Ядро ЯК сразу после деления (23.06.97) составляет в диаметре около 18,1 мкм, ядро БКК меньше – около 10,7мкм. Инициаль ШК также делится и формирует шейку (в зрелом архегонии в разрезе насчитывалось до 4 клеток – 2 шт. в 2 слоя), основная функция которых

– проведение спермиев к яйцеклетке. Клетки шейки более мелкие и сильнее погружены в ткани архегония, чем окружающие клетки обкладки. Архегонии созревают быстро (третья декада июня, 22.06.91, 23.06.97), увеличиваются (на 25-50%, таблица 5.17), цитоплазма в них становится рыхлая, неоднородная, дает интенсивное окрашивание на белки, содержит много включений (некоторые достаточно крупные) (рисунок 5.45а). Клетки ЖГ довольно крупные, ядра в них хорошо прокрашиваются, видна мембрана ЖГ, толщина которой составляет 28,8± 4,72мкм.

Таблица 5.16 - Динамика размеров архегониев у разных деревьев (низкогорье Восточного Саяна)

Дата	Сумма температур, $t_{\geq 5^{o}C}$,°С	Размер архегониев (в скобках – ядра ЯК), мкм		
		дерево № 1	дерево № 2	дерево № 3
18.06	331,3		207х22	
23.06	378,5	162х15		
27.06	425,6			187х13
30.06	451,3	185х10	261х94	
1.07.	454,8		286х107(Я57)	
3.07	457,1		471х182(Я108)	
4.07	460,9		280х102 (Я41)	
7.07	497,4		429х247	
8.07	503,4		384х188	

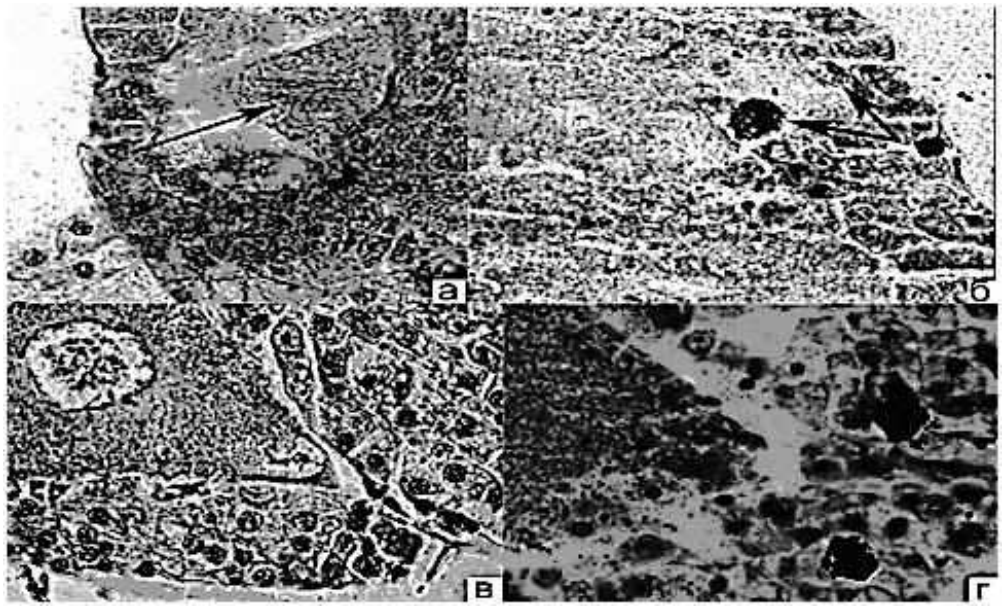


Рисунок 5.44 - Деление центральной клетки архегония: а – метафаза митоза; б – мелкое ядро БКК у шейки и крупное молодое ядро ЯК (стрелки); в – ядро ЯК смещается к центру; г – лизис БКК, низкогорье Восточного Саяна, 23-27.06.97.

Ядро ЯК (диаметром первоначально - 25-26 мкм) мигрирует к центру и быстро увеличивается. Вскоре после образования, ядро БКК, первоначально расположенное в апикальной части архегония, около шейки, лизирует, как и клетка в целом; иногда лизис и ШК наблюдался еще до прохождения спермиев (рисунки 5.44г, 5.45в-д). В начале июля (период оплодотворения, $t_{\geq 5^oC}$= 454,8ºС) независимо от наличия или отсутствия ПЗ на нуцеллусе семяпочки идентифицируется довольно крупное Фельген-негативное ядро ЯК (57,2-108,0 мкм), цитоплазма ее дает интенсивное окрашивание на белки, еще видны остатки БКК и ШК. В ядрах ЯК идентифицировалось до 2-3 ядрышек, одно из которых, как правило, крупнее, лучше прокрашивается, и глобулы Фельген-позитивного хроматина, вокруг ядра видны протуберанцы (рисунок 5.45ж). Развитие архегониев, как правило, синхронно в пределах гаметофита, но может идти асинхронно в пределах шишки.

Таким образом, на ранних стадиях мужской гаметофит не оказывает влияния на развитие ЖГ – даже при отсутствии ПЗ на нуцеллусе семяпочки центральная клетка, как правило, вакуолизировалась и делилась.

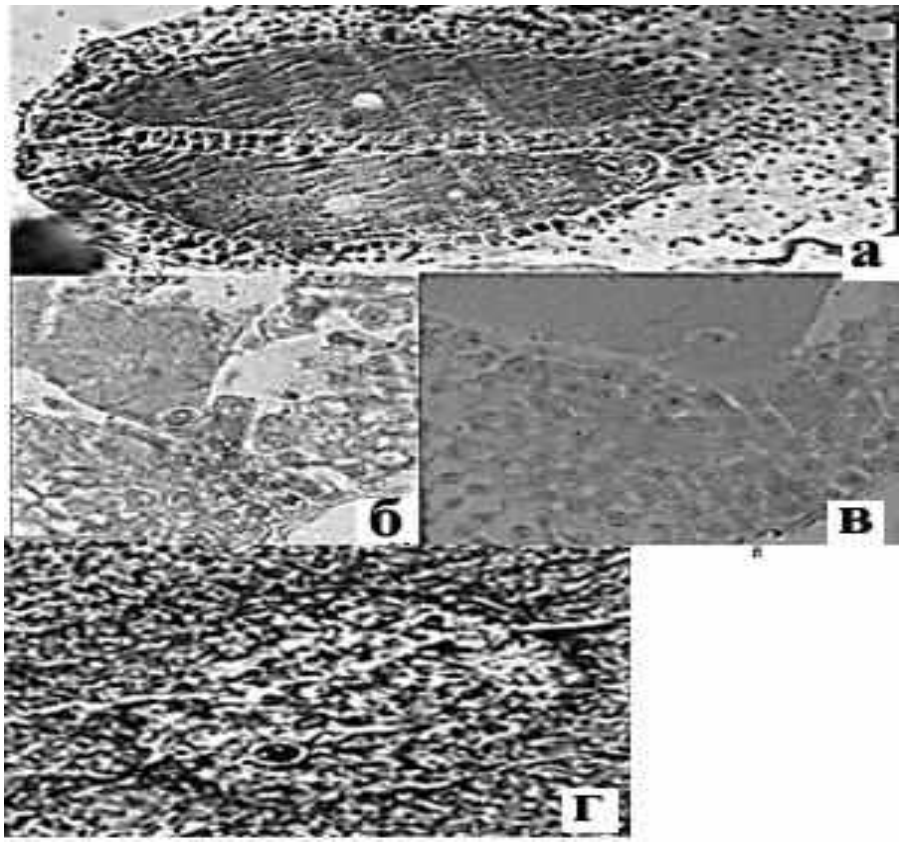


Рисунок 5.45 - Формирование ЯК: а – зрелый архегоний, в центре – ядро ЯК, х4; б – центральная клетка с ядром, над ним видны клетки шейки, х10; в – деление ядра центральной клетки: ядро БКК яйцеклетки примыкает к шейке (в), напротив - ядро ЯК (г), х10; г – ядро ЯК, х100; а-б – низкогорье Восточного Саяна, 23.06.97, в-г – 22.06.91, низкогорье хр. Хамар-Дабан.

5.6.7. Нарушения мегаспорогенеза

Женские генеративные органы пихты сибирской, очевидно, менее чувствительны к различного рода экологическим стрессам, чем мужские. Пихта сибирская характеризуется непрерывностью семеношения – даже в неблагоприятные годы на дереве, как правило, развиваются шишки; абсолютное отсутствие урожая у всех деревьев в биоценозе наблюдается крайне редко. Однако отдельные стадии развития чувствительны к условиям среды и, прежде всего, к температурным экстремумам. Количество шишек значительно меняется в зависимости от погодно-климатических условий года развития; в отдельные годы насчитывалось от 0 до 120шт. / дерево. Исследования показали, что гибель большого числа семяпочек наблюдается уже на ранних этапах – в

процессе дифференциации заложившиеся примордии могут останавливаться в своем развитии; как правило, из двух почек развивается только одна. Крайне редко наблюдалась «пролиферация», когда вместо семенной чешуи формируется хвоя. Развивающиеся женские шишки могут повреждаться поздневесенними заморозками (например, в 1992 г. высокогорные экосистемы оз. Байкал, 1200м над ур.м. – 100% замерзли в начале июня).

Нарушения развития наблюдаются и вследствие влияния биотических факторов. В лесных экосистемах Восточного Саяна (среднегорье) крайне редко (на больном дереве, сильно пораженном раком *M. caryophyllacearum,* один раз за весь период наблюдений) отмечено формирование шишкоподобных пролиферативных образований на побегах «ведьминой метлы» (рисунок 5.46).

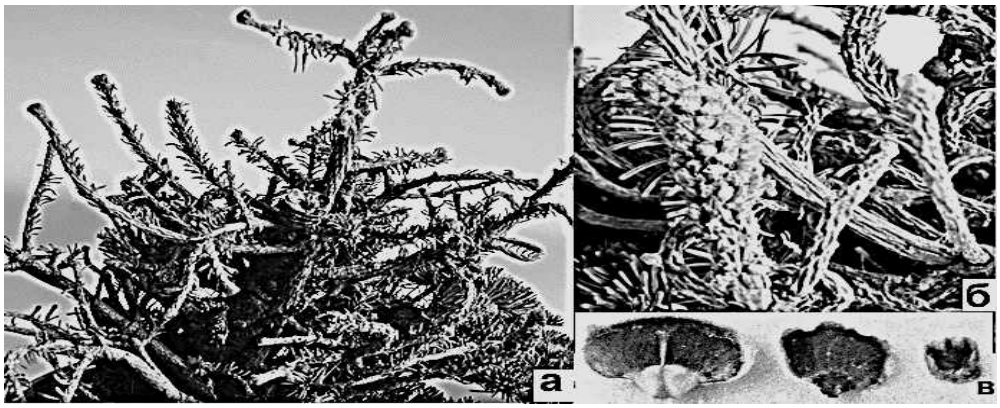


Рисунок 5.46. «Шишкоподобные» образования на побегах «ведьминой метлы»: а – «шишка» с неразвитыми семенными чешуями на «ведьминой метле»; б – шишкоподобное образование на «ведьминой метле», это же дерево; в – семенные чешуи: слева – нормально развитые, посередине – с «шишки», как на рис. 5.46а, справа – с «образования», как на рис. 5.46б.

Однако семенные чешуи на этих образованиях формировались недоразвитыми либо не развивались совсем, семяпочки закладывались, но не развивались. Можно предположить, что это наблюдается из-за нехватки питательных веществ либо вследствие гормонального сигнала паразита, способствующего гипертрофированному разрастанию клеток у пораженных грибом побегов.

Максимальный отпад мегастробилов наблюдается на этапе развития в осенне-весенний период (могут остановиться 100% почек). Однако часть

мегастробилов на каждом дереве, как правило, вполне успешно проходит развитие до периода опыления, и в третьей декаде июня в семяпочках формируется рецептивная яйцеклетка (ЯК). Мегаспорогенез и формирование ЖГ (вплоть до рецептивной ЯК) проходит независимо от наличия на нуцеллусе ПЗ. В то же время в некоторых семяпочках деревьев, растущих в высокогорье, в конце первой декады июля (период оплодотворения и развития эмбрио) еще наблюдался свободноядерный ЖГ. Часть ПЗ не формировала ПТ и в начале июля. При отсутствии МГ в начале второй декады июля начинается деградация архегониев. В отдельных неоплодотворенных семяпочках на фоне общей деградации структур ЯК клетки шейки и БКК могут сохранять свою структуру вплоть до конца первой декады июля.

5.7. Обсуждение результатов исследований

Репродуктивный успех растений определяется наличием жизнеспособной пыльцы, т. к. получение качественных семян во многом зависит от качества пыльцевых зерен (Поддубная-Арнольди, 1976, Wilcock, Neilan, 2002). Жизнеспособность ПЗ определяется нормальным морфогенезом пыльника, прохождение которого обусловлено различными физиолого-биохимическими процессами (Heslop-Harrison, 1959, 1964; Резникова, 1984, Эмбриология..., 1997, Цаценко и др., 2012).

Морфогенез мужских репродуктивных структур у пихты сибирской, как у всех хвойных, ограничен во времени, в силу особенностей строения и фенологии развития в значительной степени зависит от факторов внешней среды и, прежде всего, от температуры воздуха. Микроспорогенез пихты сибирской имеет ряд специфических видовых особенностей: мужские почки закладываются в конце июня–начале июля, до периода зимнего покоя развиваются до стадии дифференциации клеток археспория с довольно крупными ядрами, мейоз проходит весной, в конце апреля – начале мая, при минимуме тепла. Динамика развития ПЗ определяется температурными условиями – количеством полученного тепла: мейоз в естественных популяциях начинается в начале мая

($t_{эф>5°C}$ = 40.8-47.8 град-дней) и проходит достаточно быстро (1-2сут.), накопление необходимой суммы положительных температур наступает раньше в условиях низкогорья, что способствует раннему и быстрому началу вегетации (и фаз развития) по сравнению с горными популяциями, даже при разности абсолютных высот всего 160 м. Показано, что в пределах черневого пояса сумма эффективных температур (выше 10º С) варьирует от 1050 до 1650º С/год (Поликарпов и др., 1986). Высотный градиент температур (июль) во влажных и избыточно влажных районах гор Южной Сибири составляет в среднем 0,6º/100м (в низкогорье – 0,60–0,65º/100м, в высокогорье – 0,50–0,55/100м). Очевидно, даже небольшая разница в термических показателях оказывает влияние на характер и динамику развития генеративных органов. Возможно, подобная специфика реакций обусловливает и аномально раннее начало мейотических делений в условиях Дендрария (открытый газон близ кирпичного здания способствует усиленному прогреванию воздуха) – деления начинаются раньше, в последней декаде апреля, однако растягиваются до 18–21сут.

Наиболее активной полифункциональной тканью стенки микроспорангия является тапетум; дифференциация его клеток и специфические биосинтезы в них связаны с морфологическими особенностями клеток (полиплоидность и ультраструктурные особенности ядер), которые обусловливают высокую скорость метаболизма и активность в течение всего микроспорогенеза (Turala, 1964, Рождественский, 1974, 1975, 1982, Резникова, 1984, Тренин, 1986, 1988, Büyükkartal et al., 2005). Тапетум имеет важное физиологическое значение в формировании пыльцы, так как в нем осуществляется синтез РНК и белков, экспрессия специфичных генов, необходимых для ее развития, цитоплазма клеток тапетума богата рибосомами и другими органеллами, ферментами и гормонами, используемыми в процессах микроспорогенеза (Магешвари, 1954, Singh, 1978, Эмбриология…, 1997, Taylor et al., 1998, Zheng et al., 2003).

Тапетум пихты сибирской на стадии материнских клеток микроспор становится нерегулярно двуслойным, существует длительно, в отличие от однослойного у *Larix* (Slobodnik, 2002) или многослойного у *Pinus* (Rowley

et al., 2000). Аналогичное строение тапетума наблюдалось у *A. pindrow* (Konar, Nagmani, 1980) и, вполне возможно, характерно для всего р. *Abies*. В клетках тапетума происходят неупорядоченные митотические деления и слияния ядер. Митозы в тапетуме пихты сибирской начинаются раньше, чем мейоз в микроспороцитах; продолжительность митотической активности значительно дольше, чем у других хвойных (Рождественский, 1974, Тренин, 1986, 2010, Slobodnik, 2002). Большая часть клеток тапетума в период второго митотического деления микроспор 2-3-ядерные, размеры клеток практически не изменяются в процессе мейоза, значительно увеличиваются в период распада тетрад, постепенно лизируют однако остатки тапетальных протопластов наблюдались и в микроспорангиях, содержащих зрелые пыльцевые зерна; значительного увеличения в объеме клеток тапетума в период мейоза материнских клеток микроспор не наблюдалось. Динамику развития клеток тапетума определяют радиационный баланс и состояние деревьев – с увеличением высоты произрастания доля многоядерных клеток снижается, у ослабленных деревьев, пораженных ржавчинным раком, развитие клеток идет более быстро. Вполне вероятно, что замедленное развитие клеток тапетума с увеличением высоты местности приводит к нарушению его функций как питающей ткани и, как следствие, к задержке, аберрациям развития микроспор и нарушениям развития пыльцы. Некоторое влияние на динамику оказывает и состояние деревьев: у пораженных ржавчинным раком деревьев по сравнению со здоровыми в том же биоценозе наблюдалась тенденция к более быстрому развитию клеток тапетума, снижалось качество пыльцы.

Морфология мейоза определяется взаимодействием конкретного генотипа, структуры хромосом и среды (Соснихина и др., 1994а, б). У пихты сибирской, как и у других хвойных (Буторина и др., 1982, 1989), деления идут по симультанному типу, клеточные перегородки образуются лишь после второй фазы мейоза. Мейоз у пихты сибирской имеет ряд специфических особенностей, характерных для вида – значительная асинхронность, быстрое прохождение телофаз первого и второго делений; профаза второго деления четко

идентифицируется; наряду с нормальной ориентацией веретен во втором делении у крайне малого числа мейоцитов (0,1–0,7% от всех мейоцитов у дерева) отмечается параллельная и линейная их ориентация. Асинхронное развитие микроспороцитов у хвойных даже в одном спорангии объясняется отсутствием у них плазмодесм и цитоплазматических мостиков между микроспороцитами, которые характерны для покрытосеменных растений (Moitra, Bhatnager, 1982). Известно, что обмен растворенными в цитоплазме веществами через плазмодесмы обеспечивает синхронность прохождения ранних стадий развития микроспороцитов у покрытосеменных растений.

Сроки и продолжительность пыления у пихты, как и у всех растений, определяются погодными условиями (температура, осадки в период пыления). Ранее показано, что интерфаза у пихты сибирской длится довольно долго – до 9 дней, длительность ее зависит от погоды, деления в ПЗ проходят с перерывом в 1–2 дня (Некрасова, 1970). В наших исследованиях такого длительного периода покоя не выявлено, во всех проанализированных популяциях развитие крайне неравномерно (даже в пределах одного спорангия), динамика определяется лишь приблизительно. Определение зависимости процесса развития от суммы эффективных температур по данным метеостанций до некоторой степени относительно, т. к. условия прогревания отдельных деревьев даже в одном насаждении могут быть различны (Хромов, 1983, Протопопов, 1979). Тем не менее, вполне очевидно, что сроки, темпы и ход развития клеток определяются радиационным балансом. В разновысотных популяциях незначительные различия в количестве полученного тепла приводят к изменениям динамики развития мужских генеративных структур; оказывает влияние и состояние деревьев. Наблюдалась тенденция к более быстрому развитию клеток тапетума у пораженных ржавчинным раком деревьев по сравнению со здоровыми, типичными.

Ранее показано, что мейоз у пихты сибирской проходит регулярно, аномалии наблюдаются редко (Некрасова, Рябинков, 1978). Однако, настоящие исследования показали, что нарушения наблюдаются во всех условиях

произрастания у всех деревьев, частота и спектр их определяются не только температурой, но генотипом, состоянием дерева. В интродуцированных популяциях спектр нарушений шире по сравнению с естественными; наряду с аномалиями общего типа были отмечены специфические, множественные. Возможно, это обусловлено генетическими особенностями исследованных деревьев – мутациями, поскольку весь процесс мейоза находится под генетическим контролем (Голубовская, 1975, 1985, Хвостова, Ячевская, 1975, Соснихина и др., 1994а, б, Богданов, 2003). Большинство стадий мейоза у хвойных очень чувствительно к изменениям температуры и другим факторам среды (Яковлев, 1978, Christiansen, 1960, Chandler, Mavrodineanu, 1965, Eriksson, 1968, Ekberg et al., 1972, Eriksson, 1970, Козубов, 1974, Круклис, 1974, Jonsson, 1974, Luomajoki, 1977). В частности, у пихты сибирской в условиях промышленного загрязнения уровень аномальных мейоцитов в 2,5-6,5 раз выше, чем в контрольных условиях, также отмечается более широкий спектр нарушений структурного характера – фрагментаций, хромосомных мостов, кольцевых хромосом, выбросов и слипания хромосом (Преснухина, Калашник, 2003).

У всех деревьев на разных стадиях мейоза наблюдались полиплоидные микроспороциты. Наличие полиплоидных клеток может быть обусловлено явлениями соматической редукции хромосом, неразъединением, элиминацией или удвоением последних, асинхронным делением центромеры и др. (Буторина и др., 1989). Миксоплоидия (присутствие клеток разного уровня плоидности) у лесных древесных видов рассматривается как один из механизмов адаптации к экстремальным условиям среды (Буторина и др., 1989, Мурая др., 1988). Тем не менее, в результате активной элиминации, частота встречаемости аномальных ПЗ в большинстве биоценозов довольно низкая.

Аномалии в поведении хромосом в мейозе, как правило, элиминируются еще до стадии тетрад и практически не влияют на качество образующихся пыльцевых зерен (Соснихина и др., 1994а, б, Буторина, 1982). В то же время показано, что некоторые нарушения, например, агглютинация хроматина, могут отражаться в неоднородности пыльцы по размеру и форме пыльцевых зерен и

вызывать снижение ее фертильности (Пожидаева и др., 1985, Veileux et al., 1982). У пихты сибирской, наряду с нормальными ПЗ наблюдаются мелкие, а также с аномальным числом воздушных мешков (одним или тремя), крайне редко встречаются сросшиеся ПЗ с четырьмя воздушными мешками.

Спектр проявления функциональной многовариантности развития изменяется в зависимости от степени воздействия экологических факторов, что и обеспечивает разнообразие путей онтогенеза растений и, в том числе, разную их продолжительность (Сабинин, 1963). Прохождение этапов морфогенеза обусловлено различными физиолого-биохимическими процессами, это определяет динамику и уровень нарушений мейоза при микроспорогенезе, а также развитии микроспор у деревьев разного жизненного состояния (здоровые, больные ржавчинным раком, усыхающие). Высокий уровень нарушений мейоза у деревьев в Дендрарии может быть также обусловлен их гибридной (мутантной) природой (Буторина и др., 1989), либо физиологическим состоянием (прививки). Аномалии могут вызвать снижение качества пыльцы.

Репродуктивные органы считаются сильными потребителями питательных веществ (Dickmann, Kozlowski, 1970), синтетические процессы в них зависят от количества поступающих ассимилянтов (Чиков, 1987), а, следовательно, и от состояния деревьев. Очевидно, на функциональные свойства пыльцы влияют изменения в составе питательных и физиологически активных соединений – углеводов, служащих резервным источником энергии и поставщиком субстрата для роста, аминокислотного состава, обуславливающего изменения белковых компонентов и их каталитических свойств (Поддубная-Арнольди, 1976, Кретович, 1974, Lansac et al., 1996), фенольных соединений, накопление которых рассматривается как неспецифическая реакция растений на стресс (Pont et al., 1991, Биохимические индикаторы..., 1997).

Пыльца хвойных растений характеризуется большим разнообразием химических соединений, таких как крахмал, углеводы, жиры, белки, аминокислоты, фитогормоны (Stanley, 1962, Размологов, Цингер, 1972, Stanley, Linskens, 1974, Минина, Ларионова, 1979, Некрасова, 1983, Pollen physiology…,

1992, Almeida-Muradian et al., 2005). Состав пыльцы изменяется в зависимости от видовой принадлежности, состояния деревьев, их генетической разнокачественности, экологических и метеорологических условий произрастания (Луцкевич, 1973, Hak, Russel, 2004, Knight et al., 2005). Пыльца, содержащая большее количество окислительных ферментов, а также физиологически активных и питательных веществ, с повышенным содержанием углеводов, характеризуется лучшей жизнеспособностью, т. к. на первых этапах прорастание происходит главным образом за счет собственных веществ, лишь затем используются запасные вещества среды, на которой она растет (Stanley, 1962, Поддубная-Арнольди, 1976, Некрасова, 1983, Резникова, 1984). Выявлено (Stanley, 1962, Размологов, Цингер, 1972), что скорость образования пыльцевой трубки у хвойных отрицательно коррелирует с содержанием аминокислот.

Пыльца чутко реагирует на изменения состояния окружающей среды (Chaney, Strikland, 1974, Manning, Fewer, 1980, Ernst, Bast-Cramer, 1980, Facteau, Rowe, 1981, Varshney, Varshney, 1981, Benoit et.al., 1983, Timm, 1984, Mejnartowitz, Zewandowski, 1985, Cox, 1987, Krug, 1990, McLaughlin et al., 1991, Третьякова, Бажина, 1994, 1999, Chen et al., 2016, Grover et al., 2016, Bazhina, 2019). Настоящие исследования показали, что состав пыльцы пихты сибирской изменяется в зависимости от условий произрастания: у деревьев, растущих в условиях стресса наблюдается накопление углеводов, свободных аминокислот и фенольных соединений. Содержание свободных аминокислот выше, чем у других хвойных, в том числе и у пихты сибирской в Южном Прибайкалье (Осетрова, Кудашова, 1972, Аларкон и др., 1978, Кудашова, 1999). Основную часть фонда свободных аминокислот (свыше 70% от общего количества) составляют аминокислоты глутаминового пула: пролин, ГАМК, аргинин, что характерно для различных тканей большинства хвойных (Судачкова, 1977). Ряд соединений обнаруживает особенности накопления в зависимости от состояния деревьев. Так, только в пыльце усыхающих деревьев обнаружен β-аланин. У них также отмечается максимальное накопление оксипролина, гистидина, аммиака, углеводов и фенолов, а также серусодержащих аминокислот (цистеиновой и таурина). В то же

время содержание серина, аспарагина, глицина, ГАМК, лизина, лейцина более заметно повышается у морфологически здоровых деревьев, чем у усыхающих. Вероятно, наблюдаемое накопление ГАМК и аминокислот орнитинового цикла при одновременном снижении содержания аммиака свидетельствует об активной детоксикации последнего и резервировании азота у морфологически здоровых, более устойчивых деревьев, растущих в стрессовых условиях. Исследования влияния загрязнителей на азотный обмен ряда лиственных видов (Фитотоксичность…, 1986) показали, что устойчивые растения характеризуются способностью к включению соединений азота в метаболитические процессы за счет связывания аммиака в составе аргинина, серина, аланина, глицина, глутаминовой кислоты и амидов – глутамина и аспарагина.

Особенно показательны изменения такой ключевой в составе пыльцы аминокислоты, как пролин. Резкое преобладание пролина над другими аминокислотами является характерной чертой состава пыльцы растений и объясняется его способностью быстро метаболизироваться за короткий период прорастания (Осетрова, Кудашова, 1972, Поддубная-Арнольди, 1976). Пролин занимает особое место среди других аминокислот при формировании пыльцы и, возможно, является определяющим метаболитом нормальных физиологических процессов. Высокое содержание пролина совпадает с быстрой экспрессией белка пролингидрогеназы и обеспечивает нормальный рост пыльцевых трубок и ростовые процессы на начальных этапах эмбриогенеза (Ikeda Yosuke et al., 1999). Накопление свободного пролина в пыльце начинается после редукционного деления и осуществляется за счет притока из вегетативных органов (Бритиков, 1975). При этом в пыльце растений, имеющих пониженную фертильность, содержание пролина снижается. Снижение содержания пролина в пыльце пихты сибирской также коррелирует с уменьшением жизнеспособности. Появление же свободного оксипролина может свидетельствовать о стрессовом состоянии деревьев пихты.

Развитие женских репродуктивных структур у пихты сибирской соответствует модели, характерной для многих хвойных видов (Козубов, 1974,

Третьякова, 1990, Singh, 1978). Развитие проходит приблизительно в те же сроки, что и у пихты в горах Салаира (Некрасова, Рябинков, 1978), динамика определяется температурными условиями года развития (таблица 5.1). Заложение примордиев мегастробилов проходит по окончании роста женских генеративных побегов, в конце июня – начале июля. Так же, как и в пихтачах Салаирского кряжа, в горных экосистемах Саян и хр. Хамар-Дабана почки визуально идентифицируются на верхней стороне «женских» генеративных побегов уже 1–5.07.2019 (средне- и высокогорье, сумма эффективных температур ≥5°– 247–255ºС). Таким образом, сроки заложения генеративных почек в горных экосистемах Саян и на южной границе ареала в Западной Сибири практически совпадают. В то же время в низкогорных экосистемах на южной границе равнинной части ареала пихты (Кемеровской области) примордии мегастробилов в 1968 г. идентифицировались только 15 июля (Некрасова, 1970), хотя сумма температур не указана. Рассчитанная нами для 1968 г., по методике Н.П. Поликарпова с соавторами (1986) по данным ближайшей метеостанции – Колпашево (с учетом того, что м/с находится на 300м ниже над ур. м.), на эту дату составила 189,5ºС. Возможно, сдвиг развития вызван температурными условиями. Мы полагаем, что инициация женских генеративных почек проходит при накоплении суммы эффективных температур около $t_{\geq 5^{o}C}$ = 200ºС, часть их остается латентными. По данным Т.П. Некрасовой (1973) латентные женские почки составляют 24–52%, а в отдельные годы достигают 100%. Аналогичное явление описано для пихты Дугласа – *Pseudotsuga menziesii* Mirb. Franco (Owens, 1969).

Развитие мегастробилов и ЖГ у пихты сибирской проходит аналогично другим видам р. *Abies* – нуцеллус семенной чешуи закладывается до периода зимнего покоя, мейоз при мегаспорогенезе проходит весной (Singh, Owens, 1981, 1982, Owens, Molder, 1985). Сроки формирования МКМГ различаются даже у представителей одного семейства. Так, у *P. laricio* она обнаруживается за две недели до пыления (Chamberlain, 1935),у сосны обыкновенной и кедра сибирского – после (Козубов, 1974, Третьякова, 1990, Sarvas, 1962). У пихты сибирской, как

и у других представителей р. *Abies*, МКМГ за неделю-две до опыления уже претерпевает мейоз. Характерной особенностью мегаспорогенеза и развития ЖГ пихты является значительная асинхронность даже в пределах мегастробила.

МКМГ делится с образованием линейной тетрады гаплоидных гамет (мегаспор), которая закладывает ось будущего мегагаметофита. Мейоз при мегаспорогенезе наблюдается на неделю-две позже, чем при микроспорогенезе, при большей сумме эффективных температур ($t_{\geq 5^oC}$)–40ºС, а в условиях затяжной и холодной весны 1995 и 2004 гг. – 43,5ºС. Показано (Singh, Owens, 1982), что у *A. grandis* МКМГ может находиться на стадии пахитены около 3 недель, что, возможно, справедливо и для других видов р. *Abies*. У пихты сибирской в первой-второй декадах апреля (8–12.04) идентифицировать МКМГ среди археспориальных клеток еще не представлялось возможным, различные стадии профазы I (лептотена и пахитена) идентифицируются одновременно в разных семяпочках только в первой декаде мая. Аналогичные сроки развития – и в лесах Кемеровской области (Некрасова, 1970, 1978), при этом автор указывает, что расположение ядер тетраэдрическое, однако иллюстраций картин мейоза не приводит. Наши исследования показали линейное расположение ядер, как и у других видов р. *Abies* (Singh, Owens, 1981, 1982).

Клеточные стенки при мегаспорогенезе у пихты сибирской закладываются по симультантному типу. Согласно Martens (1966), наличие каллозы между мегаспорами – реликтовый, очень древний механизм. Показано, что у видов р. *Abies* (напр. *A. lasiocarpa* и *A. amabilis*) две средние клетки тетрады не разделены клеточными стенками (формируется триада). У некоторых других видов хвойных после первого деления микропилярная клетка не завершает мейоз, и образуется триада макроспор (Хромова, 1986, Тренин, 1988, Третьякова, 1990). У пихты сибирской на стадии формирования тетрад оболочки четко идентифицировались у трех нижних клеток. Как и у большинства хвойных, функциональной мегаспорой является халазальная, остальные дегенерируют, вероятно, обеспечивая ее дополнительное питание. Установлено (Singh, 1978), что во время роста функциональной мегаспоры специальная мембрана связывает

ее с дегенерирующими клетками тетрады. Расположенная на халазальном конце линейки, она получает в наследство весь материнский митохондрион и продолжает рост, остальные, лишенные митохондрий, деградируют (Тренин, 1988). По завершении мегаспорогенеза функциональная спора впадает в период кратковременного покоя, затем вакуолизируется и делится, однако четкого одновременного периода покоя у всех проанализированных семяпочек настоящими исследованиями не зафиксировано.

Определить температурные условия развития мегаспоры у пихты достаточно сложно, т.к. динамика различается в разные годы, а развитие спорогенной ткани проходит асинхронно. Так, в один срок (25.05.95 г.) в разных семяпочках даже одного мегастробила наблюдались и тетрады мегаспор, и ранние функциональные, и вакуолизированные мегаспоры. Вероятно, поэтому не удалось зафиксировать период покоя после мегаспорогенеза, хотя известно, что у голосеменных функциональная мегаспора после формирования впадает в период кратковременного покоя, необходимого для подготовки дальнейшего развития. Показано (Singh, 1978), что в этот период активизировавшиеся диктиосомы──продуцируют множество пузырьков аппарата Гольджи, эндоплазматический ретикулум меняет первоначальную ориентацию, у вакуолей формируются радиальные шероховатые стенки, не связанные с мембраной, затем мегаспора вакуолизируется и делится. Очевидно, у пихты сибирской период покоя короткий и в разных семяпочках одного мегастробила наступает неравномерно.

Динамика развития спорогенной ткани соотносится с формированием интегумента – защитного покрова семяпочки. У всех современных и многих вымерших голосеменных интегумент кольцеобразно покрывает нуцеллус и имеет узкий микропилярный открытый конец (Singh, 1978). Как и у других представителей сем. *Pinaceae* (*Pinus*, *Pseudotsuga, Tsuga*), он инициируется около апекса овулярного примордия, когда нуцеллус уже содержит МКМГ (Allen, 1963, Owens, Molder, 1974, Stanlake, Owens, 1974, Атлас, 1980). Зрелый интегумент у пихты сибирской 3-слойный.

ЖГ развивается по классической для представителей сем. *Pinaceae* и, в целом, голосеменных схеме; пыльцевой камеры у пихты сибирской, как и других хвойных, не образуется (Singh, 1961, Козубов, 1974, Атлас, 1980). Первоначально свободные ядра располагаются на микропилярном полюсе, затем растущая вакуоль вытесняет их к клеточным стенкам, начиная с 16–48-ядерной стадии. К моменту пыления семязачаток полностью сформирован и дифференцирован на присущие ему элементы: интегумент, микропиле с выростами, нуцеллус с зоной губчатой ткани. Клеточные стенки ЖГ у хвойных закладываются, когда количество свободных ядер достигает определенного специфичного для вида числа, например, у *Pinus* – около 2000 (Ferguson, 1901, 1904). У пихты сибирской клеточные стенки в ЖГ начали закладываться, когда в разрезе насчитывалось 233–250 свободных ядер. Согласно Chamberlain (1935), инициали архегониев у *Gymnospermae* можно различить уже на стадии формирования клеточного гаметофита; у пихты они четко идентифицировались в конце этой стадии (вторая декада июня).

Число и расположение архегониев различаются у разных представителей сем. *Pinaceae* (например, у *P. sylvestris* и *P. nigra, P. sibirica* – 4–8, 1–2 ряда по 2–4 в ряд, *P. abies* –16–32 2–4 ряда по 8 в ряд, у *Larix decidua* – 4 в 1 ряд; у *Pseudotsuga glauca* – 8-10 в 1 ряд), у некоторых голосеменных формируется архегониальный комплекс. Архегонии у пихты, как и у других представителей сем. *Pinaceae*, одиночные (Maheshwari, Sanwal, 1963, Maheshwari, Singh, 1967, Третьякова, 1990), каждый окружен собственным слоем выстилающих клеток с 1 крупным или 2–4 мелкими ядрами. Т.П. Некрасовой (1978) у пихты сибирской насчитывалось от одного до трех архегониев, чаще – два, при проведении настоящих исследований в разрезе насчитывалось до четырех. Как и у других видов хвойных, они располагаются, как правило, терминально, на микропилярном конце ЖГ. Крайне редко встречаются два-три архегония – в апикальной части ЖГ и один-два – ближе к центру гаметофита или халазе. Такое расположение архегониев отмечено у видов р. *Pinus* (Maheshwari, Sanwal, 1963, Maheshwari, Singh, 1967). Вокруг архегониев идентифицируется слой одно- или

многоядерных клеток обкладки. Показано (Singh, Owens, 1981), что ядра клеток обкладки большие, но бедные хроматином, некоторые имеют фрагментарно структурированные хромосомы. На наличие реституционных ядер в обкладке *Pinus* указывал W. Nagl (1967). Цитофотометрические измерения ДНК клеток обкладки у *Gingko* также показали наличие ядер, содержащих 2C, 2–4C или 4–8C (Avanzi, Cionini, 1971), что объясняется их эндодупликацией, на основании чего авторы предположили различия в их функциональной активности.

Цитоплазма зрелых архегониев пихты сибирской содержит включения различного размера, хорошо идентифицирующиеся и на светооптическом уровне. Ультраструктурные исследования, выполненные для различных видов хвойных, показали, что она содержит парануклеусы (протеиновые вакуоли) или тельца Гофмейстера (Chamberlain, 1935), митохондрии, пластиды, диктиосомы (Camefort, 1971, Singh, 1978). Иногда несколько клеток обкладки заходят в цитоплазму центральной клетки. Движение клеток обкладки (и дальнейшие их деления) в цитоплазму ЯК фиксировалось у некоторых голосеменных, а у видов р. *Ephedra* – регулярно (Maheshwari, Singh, 1967). По мнению H. Singh (1978), это явление связано с механизмами изоляции женских репродуктивных клеток голосеменных.

Зрелые, готовые к оплодотворению архегонии формируются у пихты в конце июня. Ядро ЯК, как и у видов р. *Pinus* (*P. thunbergii*, *P. sibirica*), крупное, Фельген-негативное (Shimamura, 1956, Третьякова, 1990), в период оплодотворения (начало июля) достигает в диаметре до 108 мкм, содержит глобулы Фельген-позитивного хроматина; вокруг ядра видны протуберанцы, которые представляют собой фибриллярные элементы. ШК расположены в архегониальной камере, в зрелом архегонии в разрезе видны два слоя по две клетки (очевидно, всего – восемь). У видов р. *Abies* (*A. lasiocarpa*, *A. grandis*) в разрезе также видны 4 клетки шейки (Singh, Owens, 1981, 1982, Owens, Molder, 1985). Возможно, количество их постоянно для всего р. *Abies*. В отдельных архегониях деструкция ШК у пихты начинается, как правило, задолго до прохождения ПТ, еще на стадии созревания центральной клетки, однако в

некоторых они сохраняют интактность. В клетках нуцеллуса в течение всего периода развития наблюдаются многочисленные митозы; показано (Ругузова, 2010), что митотический индекс у ели в период мегаспрогенеза – на уровне 5-6%.

Темпы развития ЖГ определяются внешними условиями и прежде всего динамикой температур в весенне-летний период. Как правило, продолжительность развития ЖГ от начала деления мегаспоры до созревания архегониев занимает около месяца. Аналогичные сроки развития ЖГ наблюдаются у видов р. *Picea*, тогда как у *Larix* и *Pseudotsuga* этот процесс растянут до шести недель (Тренин, 1986, Мошкович, 1992). Скорость развития ЖГ в значительной степени определяется температурными условиями. Так, в отдельные годы (1998 г.) свободноядерный ЖГ наблюдался в большинстве проанализированных семяпочек до конца июня (30.06.98, $t_{\geq 5^oC}$=, 332,2ºС, низкогорье хр. Восточный Саян). Очевидно, такая задержка развития обусловлена недостатком тепла – весна была затяжной, июнь выдался прохладным и дождливым, резкое потепление началось только после 27 июня. Однако необходимо отметить, что развитие созревание архегониев у пихты проходит асинхронно даже в разных семяпочках одной шишки.

Созревание архегониев в пределах ЖГ у голосеменных может идти синхронно, например, у *Gingko*, либо асинхронно, например, у *Cephalotaxus* (Favre-Duchartre, 1956, 1957). Известно, что у некоторых голосеменных наличие/отсутствие ПТ влияет на развитие ЖГ – в присутствии МГ архегонии созревают быстрее, чем другие архегонии этого же гаметофита (Favre-Duchartre, 1956, 1957, Singh, 1961, Konar, Oberoi 1969). У пихты сибирской развитие ЖГ (созревание архегониев) проходит, как правило, достаточно синхронно в пределах одного гаметофита, в семяпочках одного мегастробила развитие более или менее асинхронно. Тем не менее в конце июня–начале июля готовые к оплодотворению архегонии наблюдались во всех условиях произрастания (и низко- и высокогорные районы), независимо от присутствия ПЗ на нуцеллусе. Таким образом, на начальных этапах развития ЖГ влияние мужского гаметофита не прослеживается.

В целом необходимо отметить, что женские генеративные структуры менее подвержены влиянию неблагоприятных экологических факторов (температурных воздействий). Однако некоторые стадии развития (развитие почек, мейоз) могут быть чувствительны к температуре или фотопериодизму. Более того, предполагается (Johnsen et al., 1996) влияние температурных экстремумов во время развития женских генеративных структур хвойных (на примере *Picea abies*) и на потомство.

Выводы

1. Спектр проявления функциональной многовариантности жизненных форм и онтогенеза пихты изменяется в зависимости от степени воздействия экологических факторов, что обеспечивает разнообразие путей и разную продолжительность развития генеративных органов. Динамика и сроки развития мужских генеративных структур жестко определяются температурными условиями (апрель–июнь), варьируют в зависимости от абсолютной высоты местности, локальных условий произрастания, жизненного состояния деревьев.
2. Тапетум у пихты сибирской многоядерный, на стадии материнских клеток микроспор становится нерегулярно двуслойным; развитие его начинается раньше микроспороцитов, размеры клеток практически не изменяются в процессе мейоза и значительно увеличиваются в период распада тетрад, постепенно лизируют. Тапетальная ткань у пихты сибирской сохраняется довольно долго – полного лизиса цитоплазмы не отмечалось даже в микроспорангиях, содержащих зрелые пыльцевые зерна. С увеличением абсолютной высоты произрастания (и уменьшением суммы накопленного тепла) сроки развития замедляются. При нарушении гомеостаза дерева (в т. ч. и поражении биотическими факторами) уменьшается доля многоядерных клеток, однако развитие клеток идет динамичнее.
3. Мейоз при микроспорогенезе имеет ряд специфических особенностей, характерных для вида – асинхронность, быстрое прохождение телофаз первого и второго делений; профаза второго деления четко идентифицируется; наряду с

нормальной ориентацией веретен во втором делении у 0,1-0,7% мейоцитов дерева отмечается паралелльная и линейная ориентация. В стрессовых условиях (резкие температурные градиенты в горных древостоях, в интродукционной популяции) наблюдаются сдвиги развития микроспороцитов, увеличение асинхронности развития и частоты нарушений на разных стадиях мейоза.

4. Прорастание микроспор начинается внутри микроспорангия, интерфаза проходит достаточно быстро, длительность ее зависит от температурных условий года развития. Развитие мужского гаметофита в пределах микроспорангия проходит асинхронно. В период пыления пыльцевые зерна пихты сибирской, как правило, 4-клеточные.

5. Реакция мужских генеративных структур пихты на факторы среды специфична; особенности онтогенеза и исследования жизнеспособности мужских репродуктивных структур видов р. *Picea* показывают высокую адаптивную способность в условиях резко континентального климата Сибири (регулярное прохождение мейоза, высокое качество пыльцы в пробах *in vitro*).

6. Формирование женских эмбриональных структур у пихты происходит аналогично большинству других видов хвойных умеренной зоны с однолетним циклом генеративного развития, завершается в течение 14 мес. Генеративные почки образуются в начале июля в год, предшествующий пылению, развитие идет до образования нуцеллуса семенной чешуи, дальнейшее развитие (и мегаспорогенез) проходит весной следующего года.

7. Процессы развития женских генеративных структур менее зависимы от внешних условий, чем мужских. Значительное количество женских почек становятся латентными в осенне-весенний период.

8. Мегаспорогенез начинается на неделю-две недели позже микроспорогенеза, при большей сумме эффективных температур; динамика определяется условиями года развития, клеточные перегородки в тетраде закладываются по симультантному типу.

9. Выраженный период длительного покоя между формированием и развитием функциональной мегаспоры не зафиксирован. В период пыления ЖГ находится на свободноядерной (8–16 ядер) стадии развития.

10. Развитие ЖГ проходит по классическому типу, инициали архегониев идентифицируются в конце периода формирования клеточного гаметофита. Клетки и ядра ЖГ крупные, интенсивно окрашиваются ядерными красителями, богаты углеводами. Архегонии одиночные, имеют крупное Фельген-негативное ядро, в котором насчитывалось 2-4 ядрышка, в ядре видны глобулы Фельген-позитивного хроматина, вокруг ядра – протуберанцы.

11. Темпы развития ЖГ определяются температурой воздуха, сроки несколько варьируют по годам и в соответствии с локальными условиями произрастания; процессы развития проходят, как правило, синхронно в пределах гаметофита, но могут идти асинхронно в семяпочках одной шишки. Зрелые, готовые к оплодотворению ЯК с крупным ядром наблюдались в конце июня повсеместно.

12. Пихта сибирская, способна формировать рецептивную ЯК даже при отсутствии пыльцевых зерен на нуцеллусе семяпочки, как *Pseudotsuga* и некоторые представители р. *Pinus*.

ГЛАВА 6. ГАМЕТОГЕНЕЗ, ЭМБРИОГЕНЕЗ, НАРУШЕНИЯ РАЗВИТИЯ СЕМЯН, КАЧЕСТВО ПЫЛЬЦЫ И СЕМЯН

Важнейшими событиями в развитии семени являются оплодотворение, эмбриогенез и предшествующий им ряд ключевых событий: опыление, прорастание пыльцевых зерен и гаметогенез.

6.1. Опыление

Опыление у пихты сибирской проходит в третьей декаде мая (низко- и среднегорные биоценозы) – первой-второй декадах июня (высокогорные биоценозы). Сроки пыления варьируют в зависимости от локализации древостоев и погодно-климатических условий года развития (таблица 6.1). Сумма эффективных температур ($t_{\geq 5^oC}$) на начало пыления варьировала в разные годы – 72,0–267,0º С (низко- и среднегорные районы) и 6,6–15,6 (выше 1000м над ур. м., хр. Хамар-Дабана и Западного Саяна), разница в начале пыления у деревьев в одном биоценозе составляет не более 1 дня. В среднегорье пыление наблюдается, как правило, на 1–2 дня позже, а на верхней границе леса может задержаться на несколько дней. Варьирование показателя свидетельствует о меньшей детерминации этого процесса температурными условиями, чем начальных процессов развития (например, мейоза, распускания почек и пр.), и большем влиянии других факторов (возможно, прежде всего, влажности воздуха). В период опыления семяпочка характеризуется развитым интегументом, микропиле широко открыто; форма зрелого нуцеллуса, как и у всех *Pinaceae*, куполовидная, однако в большинстве проанализированных препаратов он слегка вогнут в центре (рисунок 5.39г), в клетках нуцеллуса и интегумента идут митотические деления. Семяпочка *Abies*-*Cedrus*-типа имеет широкий воронкообразный микропилярный канал, опылительная капля отсутствует (Singh, 1978). Нуцеллус семяпочки в это время достигает размеров 529 х 326 мкм, в клетках в большом количестве содержится крахмал, нуцеллярный колпачок имеет 10–12 слоев клеток, свободноядерный ЖГ – находится на 16 (8)-ядерной стадии. На нуцеллусе одной семяпочки могло насчитываться до 4–5 ПЗ (крайне редко), в это время они 4-клеточные.

Таблица 6.1 - Фенология развития

Стадия развития	Дата и сумма эффективных температур ($t_{\geq 5^{o}C}$, °C)	Местопроизрастания
Опыление	Конец мая-начало июня 25.05-1.06 (72,0-267,0) Начало - средина июня (≥6,6-15,6)	низкогорье, среднегорье хр. Хамар-Дабан (ХД), Восточный Саян (ВС), среднегорье хр. Арадан высокогорье Западного Саяна (ЗС), ХД
Прорастание ПЗ	16-23.06.97 (≥293,7) 22.06.91	низкогорье ВС, ХД высокогорье ХД
Гаметогенез	2.06.91, 2.07.97, 5.07.95(≥350-460,9)	побережье оз. Байкал, низкогорье ВС
Оплодотворение	5.07.95, 30-2.07.97(≥460,9) 29.06.91	низкогорье ВС, ХД высокогорье ХД
Проэмбриогенез	30.06.97-3.07.97, 7.07.95 5.07.91, 1.07.92	низкогорье ВС низкогорье ХД
Эмбриогенез	1-15.07.97 (≥460,9) 19.07.92	низкогорье ВС
Развитие семядольный эмбрио	18-30.07.97 (≥378,5-460,9) 19-27.07.92	низкогорье ВС низкогорье ХД
Деградация архегониев при отсутствии оплодотворения	3-9.07.97 (≥460,9), 12-27.07.92 3.07.92	низко-среднегорье ВС, низкогорье ХД, высокогорье ХД

К сожалению, в подавляющем большинстве срезов проанализированных семяпочек ПЗ отсутствовали, поэтому оценить качество пыльцы *in vivo* не представлялось возможным. В связи с этим проводились сборы пыльцы у здоровых, усыхающих, больных раком деревьев, растущих в различных условиях для тестирования качества при прорастании *in vitro*. Проращивание *in vitro*, безусловно, может дать лишь относительное представление о качестве пыльцы, однако выявляет общие тенденции и широко используется в тестах при биомониторинге среды (Cox, 1983, Mejnartowitz, Zewandowski, 1985).

6.2. Качество пыльцы в тестах *in vitro*

Подбор питательных сред показал, что оптимальным для прорастания ПЗ оказался 15%-ный раствор сахарозы (таблица 6.2).

Таблица 6.2 - Прорастание пыльцы на питательных средах, 1992г.

№ дерева*	Минеральная	Сахароза с концентрацией		
		10%	15%	20%
1и	53.9/102.7±5.40	-	83.3/103.6±8.00	-
6и	33.3/103.4±7.50	-	27.3/138.8±6.40	-
1б	6.3/55.3±11.25	-	7.4/138.0±18.70	-
5б	15.8/99.2±19.70	-	18.7/135.8±19.60	-
7б	27.3/32.9±7.85	-	24.3/44.8±6.90	-
11б	19.0/33.7±6.80	-	14.8/62.6±56.0	-
1ст	-	57.5/56.1±0.43	60.7/166.6±0.25	76.4/100.5±0.84
3ст	-	47.2/49.3±0.36	71.6/121.9±0.37	76.1/77.4±0.53
6ст	-	42.1/52.9±0.27	52.6/100.8±0.94	53.4/101.8±1.02
7ст	-	68.7/64.6±0.36	80.9/141.2±0.57	81.3/120.5±0.98
10ст	-	50.7/138.6±0.58	66.7/173.5±0.35	63.6/106.0±0.79
12д	5.6/46.6±2.86	-	38.0/72.3±1.50	-
15д	21.1/48.9±3.84	-	59.0/51.1±2.08	-
16д	18.4/36.9±1.37	-	50.8/55.3±0.98	-
15с	11.8/44.5±5.86	-	11.5/56.9±3.58	-
29с	14.5/43.8±7.89	-	55.8/61.6±2.48	-
30с	36.4/49.8±5.64	-	55.8/ 81.4±5.48	-
31с	10.7/33.6±4.21	-	42.6/58.8±3.85	-
34с	24.8/22.4±2.17	-	21.6/30.8±1.85	-

Примечание: побережье оз. Байкал: и - долина р. Большая Ивановка, 115-120км от ЦБК, б - окрестности г. Бабушкин (ст. Мысовая, 125-130км от ЦБК); хр. Хамар-Дабан, верховья р. Л. Халяторка 12-125км от ЦБК (д); низкогорье Восточного Саяна, долина р. Лалетина (ст); высокогорье Западного Саяна, хр. Ойский (с).

Функциональные свойства пыльцы при проращивании *in vitro* (прорастание и длина пыльцевых трубок, ПТ) варьировали по годам и в пробах пыльцы одного дерева. Качество пыльцы варьировало в зависимости от погодных условий года развития, локализации древостоев (высотный градиент, загрязнение среды) и состояния деревьев (морфологически здоровые, усыхающие, больные раком) (таблицы 6.2-6.3). Наиболее существенное влияние на качество пыльцы, очевидно, оказывают погодные условия года развития – резкое снижение числа прорастающих ПЗ наблюдалось при заморозках в период формирования, а также при большом количестве осадков в период пыления. Так, например, при поздневесенних заморозках 1991 г. даже у деревьев, растущих в оптимальных условиях (побережье оз. Байкал, 130 км от Байкальского ЦБК) прорастание в среднем *in vitr*о составило всего 8,1%, средняя длина ПТ была вдвое меньше диаметра ПЗ. При проращивании *in vitro* пыльцу, формирующую ПТ (средняя длина на пробу) меньше размеров ПЗ, принято относить к нежизнеспособной.

Снижение размеров и качества ПЗ наблюдалось и в низкогорных древостоях, в условиях загрязнения (долина р. Б. Сынжул, граница с Красноярском, побережье оз. Байкал близ Байкальского ЦБК – на расстоянии 3-15 км от комбината, в горах Хамар-Дабана). При этом уменьшалось как число проросших ПЗ, так и длина ПТ. Закономерное снижение качества пыльцы с уменьшением расстояния от ЦБК выявлено даже в благоприятные по погодным условиям годы развития (например, побережье оз. Байкал, 1993г.), когда прорастание ПЗ, в целом, было вполне удовлетворительным. Резкое снижение качества пыльцы *in vitro* наблюдалось и у деревьев в усыхающих высокогорных (выше 1100м над ур. м.) древостоях. Так, в 1992 г. средние значения длины ПТ в пробах пыльцы деревьев, расущих на верхней границе леса хр. Хамар-Дабан и Ойский (Западный Саян), снижались почти в два раза по сравнению с пыльцой деревьев, растущих в низкогорных древостоях (47,7 мкм против 94 мкм), изменчивость показателей в горных древостоях была стабильно выше (протестировано 3–5 повторностей).

Таблица 6.3 – Качество пыльцы в тестах *in vitro* (15% сахароза)

Год	% прорастания	Длина ПТ, мкм	% прорастания	Длина ПТ, мкм
1	2	3	4	5
Побережье оз. Байкал, 450м			Хр. Хамар-Дабан, 1100-1200м у.м.	
130км от ЦБК			130-135 км от ЦБК	
1991	0-18.4 8,1	22,0-73,4 33,5±4,61	1,1-4,3 2,5	9,0-48,9 21,2±3,85
			120-125 км	
			0-12,4 3,8	15,0-26,7 15,0 ±1,85
1992	130-135 км от ЦБК			
	7,4-30,9 85,0	44,8-138,0 75±1,2	11,0-77,5 38,6	31,9-65,7 47,5±4,40
	120км от ЦБК			
	27,3-83,3 37,0	44,8-138,8 94,8±9,29		
1993	130 км от ЦБК			
	36,0-93,7 76,2	75.9-241,2 168.0±19.30	2,7-85,6 43.9	58,3-149,6 91.4±9.10
	120км от ЦБК			
	65,0-86,2 75,1	143,7-280,8 218.7±8.70		
	70-75км от ЦБК			
	40,8-90,8 73,6	106,0-192,5 131,6±11.60		
	10-15 км от ЦБК			
	13,7-82,8 62.8	37,0-160,2 85.8±12.2		
	3-5 км от ЦБК			
	0-83,8 17.0	0,1-169,4 64.0±10.13		

продолжение таблицы 6.3

1	2	3	4	5
1995	130 км от ЦБК			
	40,4-70,6 61.5	75,8-144,0 102.6±8.35	0-68,6 37,3	11,0-111,1 47,1
	120км от ЦБК			
	59,4-83,3 71.3	143,0-218,9 175.5±8.35		
	70-75 км от ЦБК			
	52,9-81,5 64.5	66,7-146,4 97.0±1.83		
	10-15 км от ЦБК			
	52,3-70,1 60.7	57,4-98,3 74.9±7.88		
отроги Восточного Саяна				
Здоровые деревья, 460-520 м у.м.			Усыхающие деревья, 680-720м у.м.	
15км от границы с г. Красноярском			25,6	55,5±1,65
1998	74,9	158,2±17,7	19,9	65,2±8,14
2000	45,2	70,5±8,74	24,7	30,0±12,9
2001	67,7	108,1±2,64	здоровые	
Юго-западная граница г. Красноярск			21,2	60.8±2.50
2001	66,6	72,1±3,79	усыхающие	
			30,2	55.5±1.65
15км от границы с г. Красноярском, 460 м над ур.м				
Здоровые деревья			больные раком деревья	
2002	70,5	115.8±4.93	66,9	81.8±3.80
2003	82,4	125.2±2.08	67,6	92.9±5.75
2007	42,6	90,7±0,43	Коллекция Института леса	
на границе с городом			2002	34-75%	42-114
2003	17,0	47,2±11,89	2003	12-92	18-85
2004	52,8	140,0±6.03	2011	81,2	90,3±4.12
2007	22,9	69,6±8,56	2014	25,2	12,6±1,69

продолжение таблицы 6.3

1	2	3	4	5
Западный Саян, 1450 м у.м.				
морфологически здоровые деревья			усыхающие деревья	
1992	0-76,9	22,7-93,4	5,1-61,1	24,6-83,8
больные раком			деревья без вершины	
1992	0-40,7	41,4-98,6	0-12,8	0-44,5
Среднее для Западного Саяна, в 1992г.			29,1	47,3±5,29
	ЗС-700 м у.м.		ЗС-1450 м у.м.	
2006	51,0	73,3±10,63	45,4	40,5±3,8
2008	71,8	65±1,7	61,9	51,5±3,8

Примечание – в числителе - крайние значения признаков, в знаменателе – средние.

Результаты исследований согласуются с данными, полученными по активности в пыльце регуляторов роста (методами бумажной хроматографии и биотестов), которая была почти в два раза выше в пыльце деревьев низкогорных биоценозов (Третьякова и др., 2003). Наиболее высокоактивными гиббереллинами (суммарная активность – 513%) характеризовалась пыльца деревьев, растущих в оптимальных условиях низкогорья Восточного Саяна (национальный парк «Красноярские Столбы»). В Байкальском регионе активность их оказалась в два раза ниже (231%), в высокогорных районах обнаружена только одна группа активных гиббереллинов с *Rf* = 0,2. В зрелой пыльце выделяются ауксины с *Rf* 0,20-0,40, которые идентифицируются как ИУК (Ларионова, 1974). Активность ауксинов пыльцы горных районов ниже, чем в пыльце деревьев низкогорья, а ингибирующая активность фенольных соединений, напротив, выше (суммарно 328%) в пыльце деревьев верхних поясов гор по сравнению с низкогорными районами (159 и 206%). Мы полагаем, что снижение качества пыльцы при экологическом стрессе сопряжено со слабой активностью фитогормонов и высокой – фенольных соединений.

Следует отметить, что качество снижается как у усыхающих, так и у устойчивых деревьев, степень усыхания дерева довольно слабо влияет на жизнеспособность. Так, в верхнем поясе Хамар-Дабана дерево 16д (сильное

усыхание) продуцировало вполне жизнеспособную пыльцу и, напротив, у деревьев, не имеющих внешних признаков усыхания (1д–9д), большая часть ПЗ не прорастала. Возможно, в преддверие гибели (сильная степень усыхания) все резервы дерева направляются на репродукцию (развитие и функционирование генеративных органов). Аналогичные результаты получены и в горах Западного Саяна (хр. Ойский). Возможно также, что в жестких условиях на верхней границе леса негативное воздействие на развитие деревьев оказывает какой-либо неустановленный пока фактор, например, активно повреждающий ПЗ озон (Зуев и др., 2017), при этом реакция разных особей различается.

Качество пыльцы снижалось и при поражении деревьев биотическими факторами. Исследования в оптимальных лесорастительных условиях среднегорья Восточного Саяна, проведенные в 2002–2003гг. показали, что у больных ржавчинным раком деревьев прорастание ПЗ снижалась до 67,6% (82,4% - у здоровых), средняя для 25 деревьев длина ПТ уменьшалась с 125,2мкм (здоровые деревья) до 92,9 мкм (больные деревья). Гистохимические реакции (свободные аминокислоты, жиры, пероксидаза) выявили в пыльце больных деревьев меньшее накопление питательных веществ и физиологически активных соединений, а варьирование их состава было выше, чем у здоровых.

6.3. Гаметогенез в различных условиях произрастания

Сразу после опыления проходит важный процесс – закрытие микропиле интегументом, необходимый для предотвращения утраты ПЗ. Голосеменные имеют различные механизмы закрытия микропиле – удлинение интегумента происходит в результате клеточных делений в эпидермальном или субэпидермальном слоях (Singh, 1961, 1978, Maheshwari, Vasil, 1961). У пихты сибирской деления наблюдаются в эпидермальном и субэпидермальных слоях, увеличиваются размеры клеток (более чем в два раза по сравнению с клетками базальной части семязачатка); после пыления интегумент смыкается, «обнимает нуцеллус», формируя небольшую полость над нуцеллусом (рисунок 6.1). Иногда видна «пробка» из неустановленных тканей.

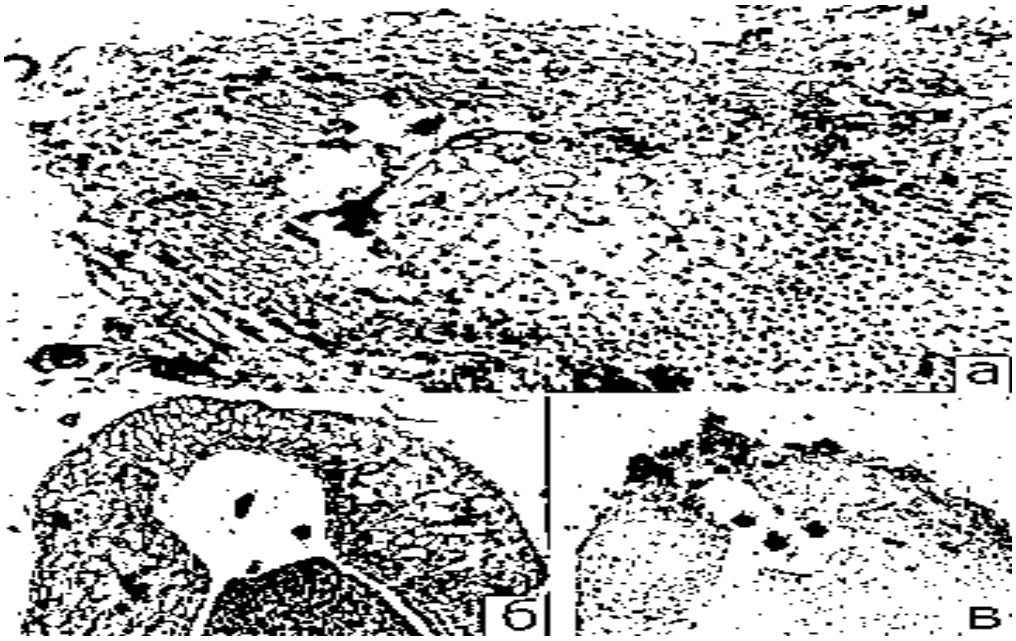


Рисунок 6.1 - Апикальная часть семяпочки после опыления: а, б – края интегумента сомкнулись и «обнимают» нуцеллус; в – «пробка» закрыла микропиле, низкогорье Восточного Саяна, 9-13.06; х10.

После опыления гаметофиты развиваются в течение 2–3недель (см. также гл. 5). Клетки ЖГ вокруг архегониев делятся, приводя к росту ткани со стороны микропиле, и архегонии становятся погруженными (рисунок 6.2). В конце второй - третьей декад июня (16-18.06.97 - низкогорные древостои, 22.06.91 – верхняя граница леса) клетка трубки дает начало пыльцевой трубке (ПТ), которая прорастает через нуцеллус семяпочки к ЯК (таблица 6.1). В семяпочках, собранных в начале второй декады июня (13.06.97г., 13.06.98г.), рост ПТ еще не наблюдался. При прорастании ПТ мужской гаметофит делится, формируя крупную генеративную клетку (рисунок 6.2б). Цитоплазма ее плотная (интенсивно окрашивается на белки), в ней идентифицируется две мужские гаметы (рисунок 6.3г). Нуцеллус со стороны микропиле по ходу прорастающей ПТ лизирует (рисунок 6.3в,е), дает интенсивное окрашивание на углеводы.

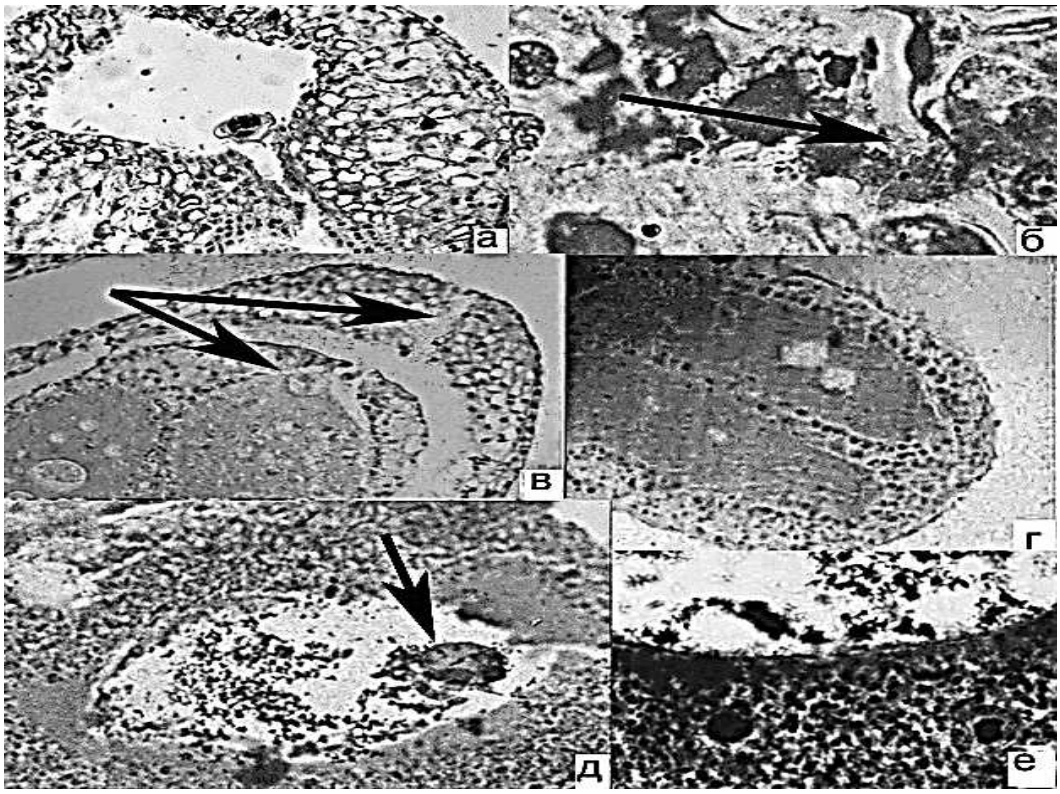


Рисунок 6.2 - Прорастание ПТ и оплодотворение: а, б – ПЗ прорастают, в ПТ видна генеративная клетка с 2 спермиями (стрелка), впереди – расположено ядро трубки (б), а х 4, б х 10; в-д – этапы слияния спермия с ЯК: спермий и след от его прохода в ЯК (в, д, стрелки), х10; е – перинкулеарная зона вокруг ядра ЯК, в цитоплазме видны включения, х100; а, б – 22.06.91, хр. Хамар-Дабан; в, г – 1.07.97, д – 2.07.97, е – 30.06.97, низкогорье Восточного Саяна.

В низкогорных биоценозах мужские гаметы могут быть видны в конце июня (22.06.91, побережье оз. Байкал) – начале июля (2.07.97, 5.07.95, низкогорье Восточного Саяна). В период развития гаметофитов (конец второй декады июня) независимо от наличия ПТ на нуцеллусе семяпочек начинается усиленный рост шишек; семенные чешуи увеличиваются и вскоре намного превосходят кроющие чешуи (рисунки 5.33–5.34). Цитоплазма ЯК рыхлая, неоднородная, содержит много больших и маленьких включений, дает окрашивание на белки (рисунок 6.3е). Пика окрашивания у р. *Pinus* нуцеллус достигает перед оплодотворением (Takao, 1959). В центре расположено довольно крупное ядро, вокруг которого идентифицируется узкая перинуклеарная зона с однородной, несколько отличающейся от остальной цитоплазмы окраской; в микропилярной части архегониев в период

оплодотворения иногда видна эфемерная приемная вакуоль, в некоторых семяпочках в это время видны клетки шейки (ШК) и остатки брюшной канальцевой клетки (БКК) (рисунок 6.3).

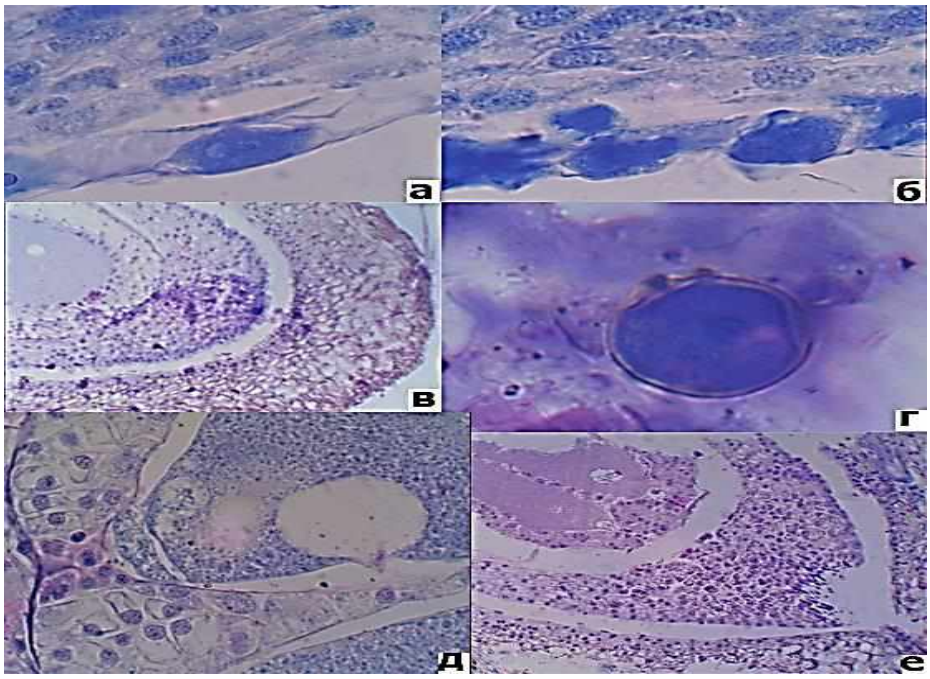


Рисунок 6.3 - Этапы развития гаметофитов: а, б – свободные ядра (синее окрашивание) в мембране ЖГ (а), х100, 13.06.98г.; в, д-е – апикальная часть семяпочки: ПЗ проросло, генеративная клетка с плотной цитоплазмой, нуцеллус дает окрашивание на углеводы (в),5.07.95, х10, в его верхней части видна крупная приемная вакуоль, ШК интактные, к ним примыкает плоская БКК (д), 10.07.95, х40; е – нуцеллус лизирует, видны ядра ЯК и БКК, 5.07.95, х10; г – генеративная клетка в ПТ (синее окрашивание), в цитоплазме различаются два спермия, один из них лучше прокрашен (крупнее), х100, 5.07.95; д – 10.07.95, е – 5.07.95.

6.4. Оплодотворение, проэмбрио- и эмбриогенез

Оплодотворение в низкогорных биоценозах наблюдалось 29 июня – 2(7) июля (через 30-35 дней после опыления), сроки незначительно варьируют в разные годы. К каждому архегонию подходит одна ПТ. Мужские гаметы проходят в ЯК через шейку, лидирующая заходит в ядро (рисунок 6.4). В некоторых архегониях (при отсутствии роста ПТ) ШК сохраняют интактность. Оба спермия входят в ЯК, лидирующий проходит к ядру ЯК, второй остается на микропилярном конце или в периферической области ЯК.

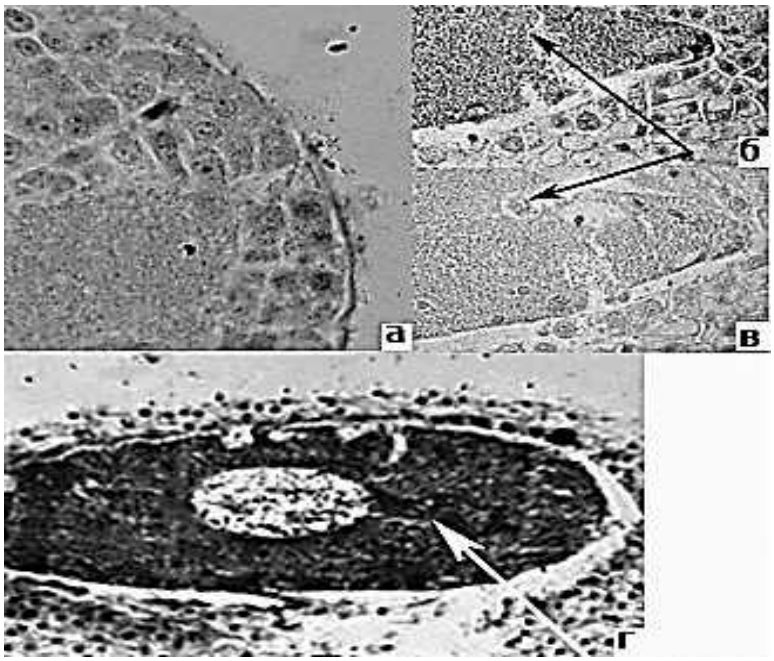


Рисунок 6.4 - Проход МГ к ядру ЯК: а – шейка, формируется канал для МГ; б, в – МГ возле приемной вакуоли (стрелки); г – тяж цитоплазмы в ЯК (предположительно); низкогорье Восточного Саяна, а, г – 1.07.97г., б, в – 5.07.95; х10.

Последовательные этапы сближения и контакта ядра ЯК и МГ представлены на рисунке 6.6в-д. К моменту слияния с ядром ЯК мужское ядро, характеризуется более высокой плотностью, чем ядро ЯК (лучше прокрашивается), еще сохраняет собственную оболочку. В период оплодотворения (1.07.97) в ЯК появляется заметный тяж (от микропилярного конца до сливающихся ядер), выделяющийся на фоне цитоплазмы ЯК более интенсивной окраской (рисунок 6.3в, 6.4г). По мнению А. М. Мошкович (1992), такие тяжи представляют собой текущую цитоплазму спермиевой клетки с содержащимися в ней органеллами. В момент оплодотворения хромосомы ядра ЯК практически не просматриваются (рисунок 6.5), как и у других хвойных, например, *P. sibirica* (Ермаков и др., 1982, Третьякова, 1990). Оплодотворение проходит в сжатые сроки (30.06–2.07), более или менее синхронно в разных семяпочках; вокруг ядер проэмбрио видна неоцитоплазма. У отдельных деревьев, растущих в низкогорье, уже 30 июня в семяпочках наблюдалось деление ядер проэмбрио, которые в пределах одного архегония проходят

синхронно (рисунок 6.5г-ж). В разных семяпочках одного мегастробила (верхние пояса хр. Хамар-Дабан) одновременно (1.07.92 г.) наблюдались и сильно вакуолизированные архегонии (при отсутствии ПЗ), и 4 ядра проэмбрио, смещающиеся на халазу (рисунок 6.6б).

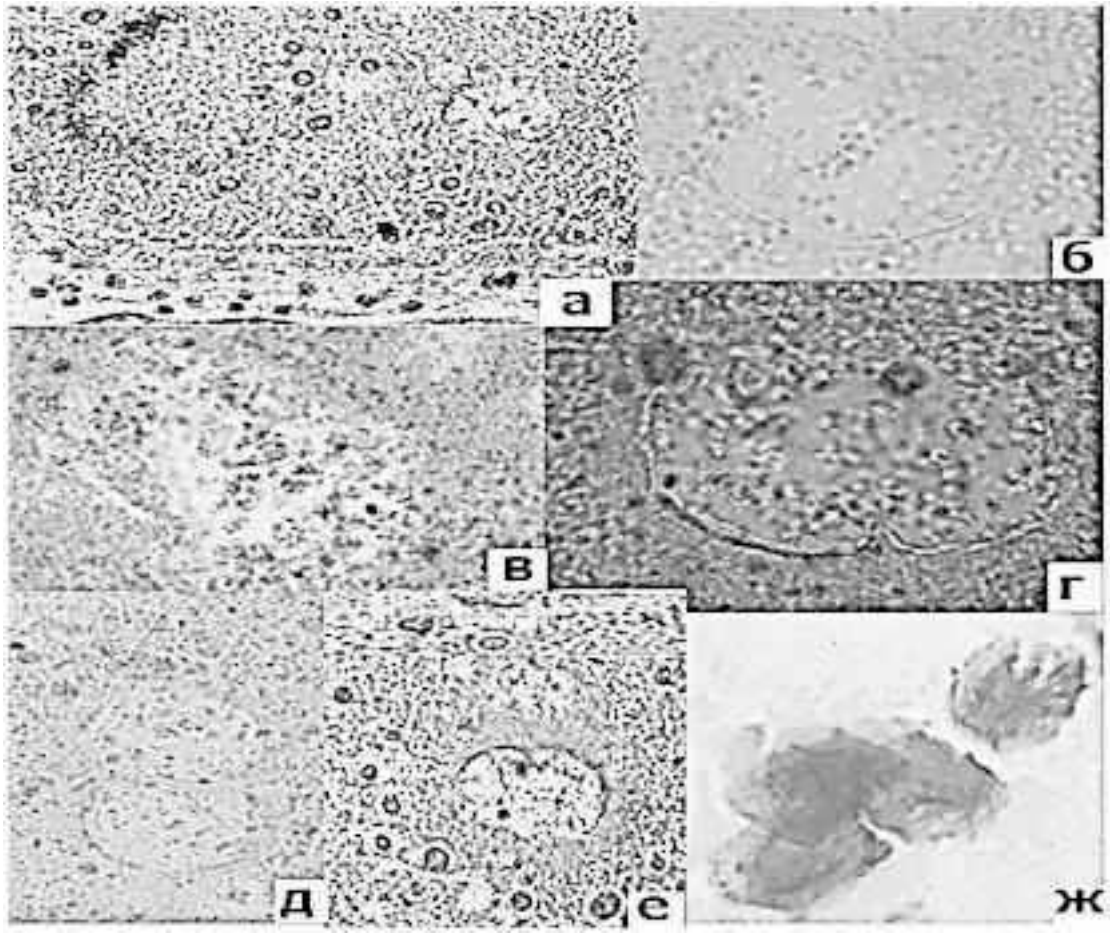


Рисунок 6.5 - Оплодотворение и проэмбриогенез: а-г – слияние спермия с ядром ЯК и деление зиготы, просматриваются хромосомы предположительно в метафазе (б) и телофазе (в), вокруг идентифицируется неоцитоплазма; д-е – деление первых двух ядер проэмбрио, вокруг видна перинуклеарная зона; ж– 4 ядра проэмбрио еще на месте деления; а, ж – дерево №10ст, 1.07.97, б, г-е –30.06.97, в – 3.07.97, дерево № 3ст, низкогорье Восточного Саяна; а - х10, б-е - х40, ж - х100.

Второй, нефункциональный спермий остается в верхней части ЯК и может сохранять индивидуальность достаточно долго после оплодотворения. У пихты сибирской одновременно с делением зиготы отмечены случаи делений в районе БКК, вероятно, вследствие слияния второго спермия с ее ядром (рисунок 6.6а).

В отдельных семяпочках в начале июля (3.07.97) нефункциональный спермий еще четко идентифицировался возле микропиле (рисунок 6.7а). При отсутствии мужских гамет архегоний дегенерирует в течение первой декады июля – сжимается, нарушается целостность мембраны, клетки обкладки заходят внутрь, в клетках ЖГ также наблюдается сжатие и дегенерация цитоплазмы и ядер (рис.6.7б). В неоплодотворенных семяпочках на фоне общей деградации структур ЯК клетки шейки могут сохранять свою структуру более 10 дней, и только во второй декаде июля наблюдаются признаки их дегенерации (цитоплазма отделяется от стенок).

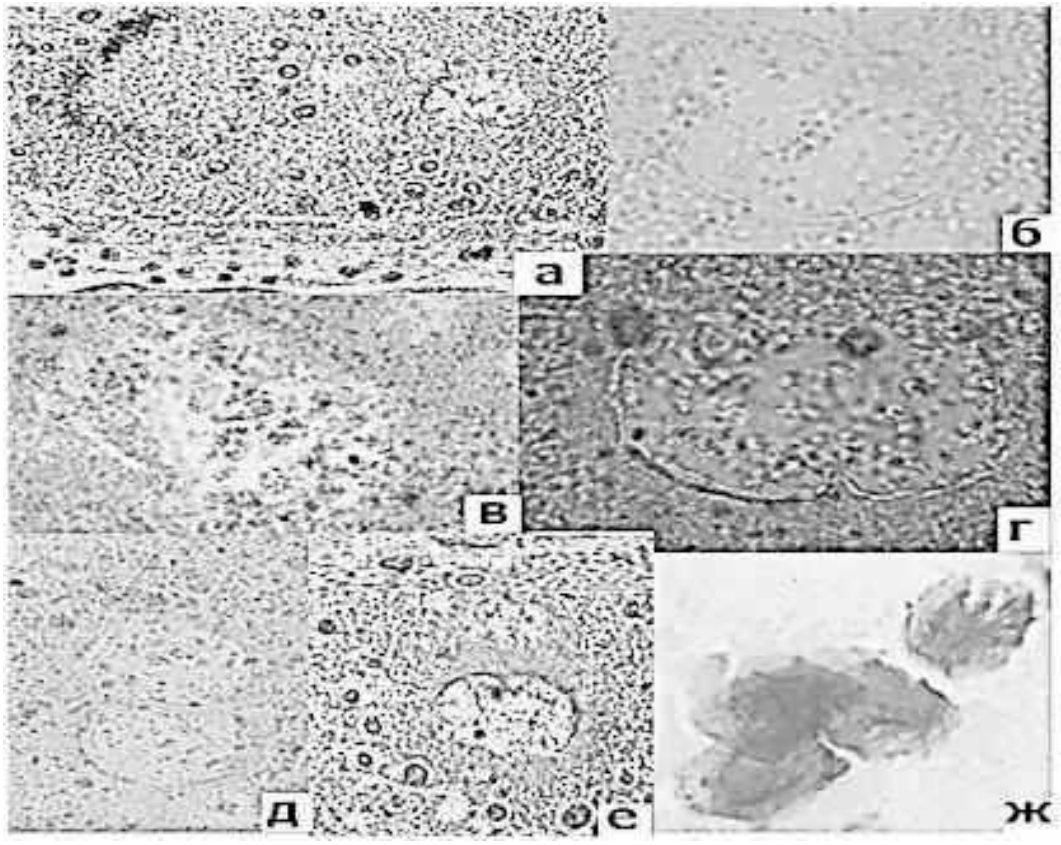


Рисунок 6.6 - Проэмбриогенез: а – ядра проэмбрио в центре (результат деления зиготы), еще два – на микропилярном конце, возле рецептивной вакуоли (результат слияния второго спермия с БКК), х10, 30.06.97, дерево 3ст; б – 4 ядра проэмбрио смещаются на халазу, х10, 1.07.92; в – глобулярный зародыш, развитие первичного суспензора (стрелка), 3.07.97, 10ст, х40; г – одно из ядер проэмбрио, как на (б), вокруг видна перинуклеарная зона, х100; а, в, г – низкогорье Восточного Саяна, б – высокогорье хр. Хамар-Дабан.

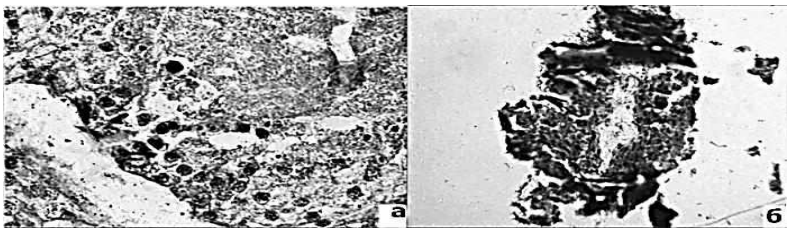


Рисунок 6.7 - Деградация архегониев: а – нефункционирующий спермий в БКК и клетки шейки лизировали, 3.07.97, х10; б – деградирующая ЯК (светлоокрашенная зона в центре микропилярной части ЖГ), 9.07.97, х4; низкогорье Восточного Саяна.

Проэмбриогенез. Зародыш у пихты развивается по модели, характерной для *Pinaceae*, проэмбрио формируется по 16-клеточному типу. Начальные стадии развития зародыша проходят внутри архегония. Деление ядра зиготы происходит на месте слияния половых ядер; в период прометафазы в нуклеоплазме зиготы видны ядрышкоподобные, интенсивно окрашенные тела различного размера, ядерная оболочка сохраняется, вокруг видна перинуклеарная зона (рисунки 6.5). Здесь наблюдалось и следующее деление ядер проэмбрио (рисунки 6.5ж). Четыре свободных ядра проэмбрио, каждое около 40 мкм в диаметре, смещаются к халазальному концу ЯК, где и проходят дальнейшие деления. В период миграции ядер к основанию каждое окружено слоем тонкоструктурированной цитоплазмы (рисунок 6.6г). Проэмбриогенез и формирование первичного суспензора проходят в архегонии, затем суспензор выталкивает зародыш (16-клеточный) в зародышевый канал (ЗК) (рисунки 6.6в, 6.8а). Перед зародышем в это время видна перинуклеарная зона.

Эмбриогенез. После выхода ядер проэмбрио из архегония начинается собственно эмбриогенез - образование мощной суспензорной системы, проталкивающей формирующиеся зародыши в эвдоспермальную полость, и рост самого зародыша за счет деления клеток во всех плоскостях (рисунок 6.9). Развитие зародыша проходит по классической схеме, идентифицируются стадии глобула, торпеда, семядольный (Dogra, 1978). Митозы отмечены во всех плоскостях, развитие идет стремительно и асинхронно – уже 3.07.97 в отдельных семяпочках отмечено формирование глобулярного зародыша либо торпеды (дерево 10ст), удлиняющийся суспензор проталкивает его в формирующуюся коррозионную

полость ЗК (рисунок 6.8б). С момента оплодотворения до выхода зародыша из архегония проходит 7-10 дней. В тоже время, у отдельных деревьев 16-клеточные проэмбрио наблюдались до 5–7 июля (5.07.91, 2.07.97, 7.07.95). В начале второй декады июля митотическая активность в центральной части апекса зародыша несколько снижается, и к концу июля формируются семядоли (рисунок 6.8з-и, 6.9а). В этот период отмечается довольно высокий процент многозародышевых семян.

В конце июля – начале августа наблюдался, как правило, один развитый зародыш, остальные деградируют еще на стадии глобулы или формирования семядолей (рисунок 6.9б).

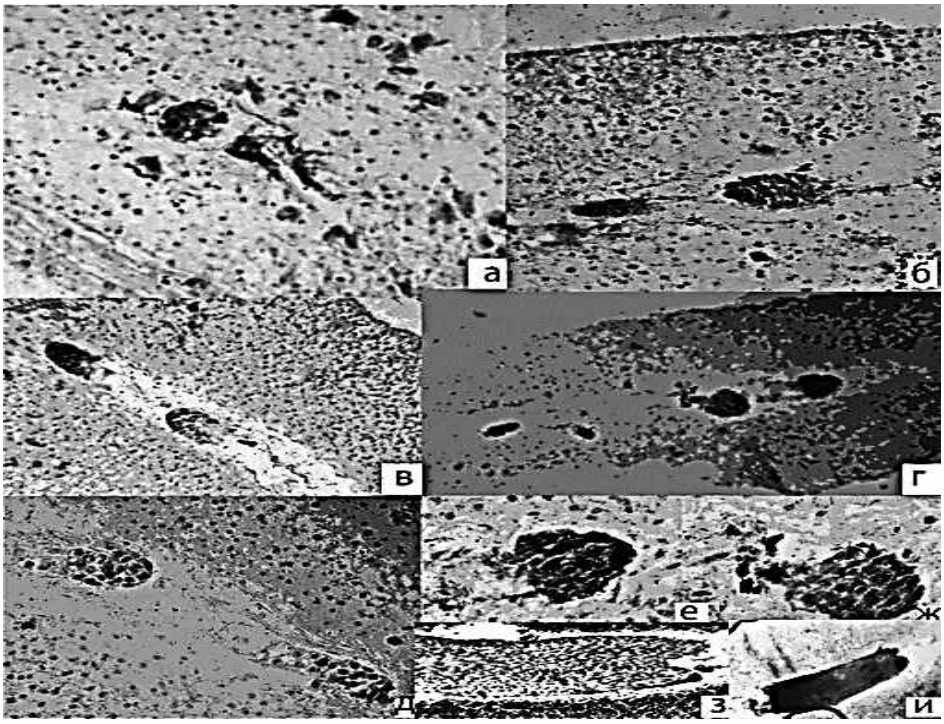


Рисунок 6.8 - Развитие зародыша: а – эмбриональная масса, начало развития вторичного суспензора, видны остатки первичного; б – 16-клеточный (слева, впереди) и массивный (справа) эмбрио; в-ж – два (в, д) и четыре (г, возможно, вследствие кливажа) массивных эмбрио в ЗК; е – торпеда, как на г; ж – глобула, как на г; з, и – формирование семядолей; а – 5.07.97, б – 3.07.97, в-ж – 10.07.97, з,и – 27.07.97; а – х4, б-д, з-и – х10, е-ж – х40; Восточный Саян, низкогорье.

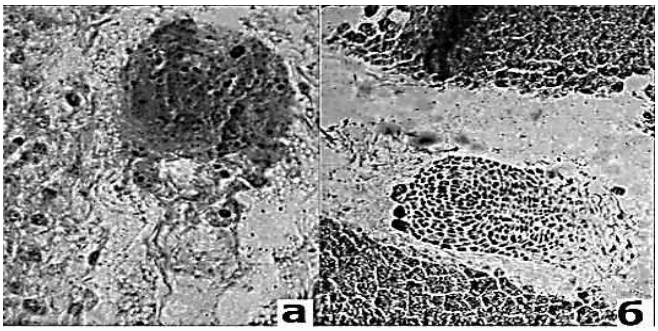


Рисунок 6.9 – Отдельные этапы развития зародыша: а – начало формирование семядолей, 11.07.97; б – деградирующий зародыш на стадии формирования семядолей, впереди виден суспензор лидирующего зародыша, 27.07.97, х10; Восточный Саян, низкогорье.

Как правило, лучшим прогрессом развития характеризуется лидирующий зародыш, однако в отдельных семяпочках он находился еще на 16-клеточной стадии, тогда как следующий за ним (на срезе) был крупнее (рисунок 6.8б-д). Учитывая недостаток пыльцы (отсутствие ПЗ на нуцеллусе семяпочки) и значительные различия в стадиях развития, можно предположить, что на рисунке 6.8г наблюдается деградация последних эмбрио после кливажа, однако этот вопрос требует дальнейших исследований. В конце июля зародыш занимает больше половины ЗК и имеет довольно развитые семядоли, между которыми идентифицируется апекс побега (рисунок 6.10).

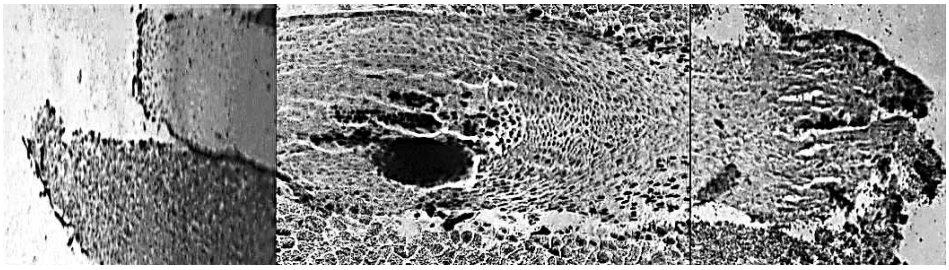


Рисунок 6.10 - Зародыш с развитыми семядолями (коллаж), 27.07.92.

Развитие зародыша стимулирует развитие ЖГ. В конце июля зародыш и прилегающие к нему клетки интенсивно окрашиваются на углеводы, внешние слои клеток – на белки (рисунок 6.11). Показано (Некрасова, 1970), что в клетках ЖГ идет накопление запасных питательных веществ. Интегумент семязачатка формирует быстро одревесневающую кожуру семени – спородерму.

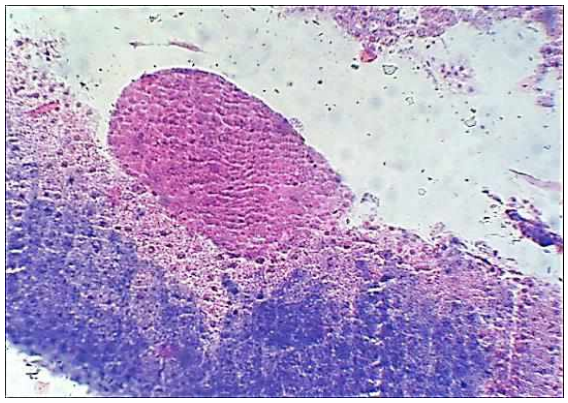


Рисунок 6.11 - Массивный зародыш в ЗК, видны остатки суспензора, интенсивные деления наблюдаются равномерно по всему зародышу, 20.07.97, х10; Восточный Саян, низкогорье.

6.5. Нарушения эмбриогенеза

Исследования показали, что гибель женских почек наблюдается на ранних этапах онтогенеза – в процессе дифференциации уже заложившиеся примордии могут останавливаться в развитии. Зачастую из двух заложившихся на годичном побеге женских генеративных почек развивается только одна, кроме того, крайне редко наблюдается пролиферация семенных чешуй шишек, когда вместо семенной чешуи формируется хвоя. Шишки могут повреждаться и поздневесенними заморозками (достаточно редко).

Во всех горных экосистемах осеннее и весеннее развитие мегастробилов (до пыления), как правило, проходит вполне успешно и в третьей декаде июня формируется рецептивная ЯК. Вплоть до ее формирования развитие ЖГ проходит независимо от наличия на нуцеллусе ПЗ. В то же время, у некоторых деревьев, растущих в горных биоценозах в конце первой декады июля (период оплодотворения и развития проэмбрио) еще наблюдался свободноядерный ЖГ (рисунок 6.12). Часть ПЗ на нуцеллусе не формировала ПТ и в начале июля. При отсутствии МГ, в начале второй декады июля начинается деградация архегониев. В отдельных неоплодотворенных семяпочках на фоне общей деградации структур ЯК клетки шейки и БКК могут сохранять свою структуру вплоть до конца первой декады июля. Цитологический анализ семяпочек показал, что количество семяпочек с ПЗ на нуцеллусе крайне низкое во всех горных районах (особенно в верхних частях гор), прорастающие ПЗ отмечены лишь в 1,72–5,97% семяпочек (таблица 6.4).

Очевидно, основная причина формирования пустых семян у пихты сибирской в горных районах – отсутствие и (или) низкое качество пыльцы.

Значительное влияние на продукцию семян оказывает изъятие их конобионтами, особенно в низкогорных районах. Семена повреждались наездниками-семяедами р. *Megastigmus* и шишковой огневкой (*Dioryctria abietella* Schiff.) во всех обследованных районах (рисунки 6.12–6.15). Появление яиц конобионтов в семяпочках отмечалось в период образования архегониев, они могут располагаться в зародышевом мешке, на противоположном архегониям конце, а также между нуцеллусом и зародышевым мешком (рисунок 6.13а-д).древостоях

Примечание: м – абсолютная высота произрастания, м над ур. м.

Семяпочки	Хр. Хамар-Дабан		Восточный и Западный Саяны		
	450м	1100м	480-520м	730м	1200-1500м
Всего, шт.	241	51	254	92	30
Семяпочки с ПЗ, %	15,4	10,0	16,2	10,0	0
в т.ч. прорастает или есть зародыш, %	1,72	0	5,97	7,6	3,4
С яйцами (личинкой) конобионтов, %	38,5	3,3	15,5	0	22,7

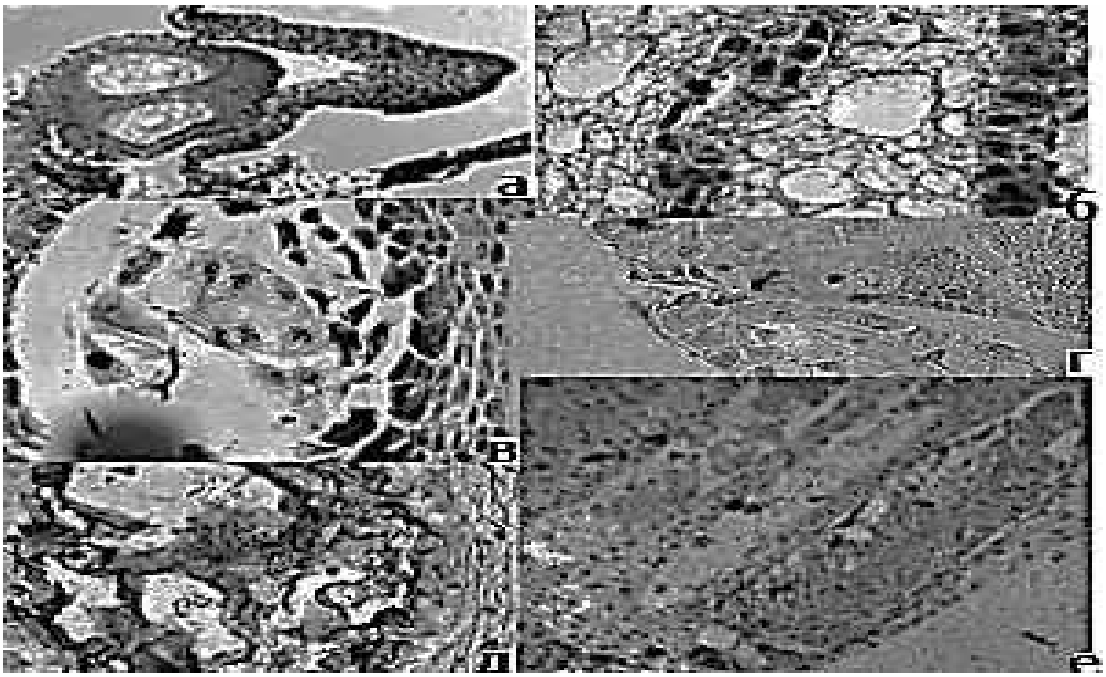


Рисунок 6.12 - Нарушения развития при отсутствии ПЗ: а, б – вакуолизированный архегоний, деструкция клеток обкладки, 26-28.06.91 х4, х10; в – деления ядер ЖГ, 25.06,х10; г–видны БКК и ШК, 7.07.95, х10; д – деструкция свободноядерного ЖГ, 8.07.04, х10; е – деструкция архегониев, 12.07.95, х10, а-в, высокогорье хр. Хамар-Дабан, г-е – низкогорье Восточного Саяна.

В экосистемах Восточного Саяна семена поражает *Megastigmus specularis* Walley (*Hymenoptera, Torymidae*) (Бажина, Белова, 2007). При этом наблюдаются различия в зараженности семян в зависимости от типа леса и высоты произрастания: максимально повреждаются семена деревьев, растущих в низкогорных районах, в крупно- и разнотравных типах леса (500–540 м над ур. м.). Около 50% препаратов поздних сроков (июль–август) из низкогорных биоценозов содержали личинку или имаго, в одной семяпочке насчитывалось до 7 штук.

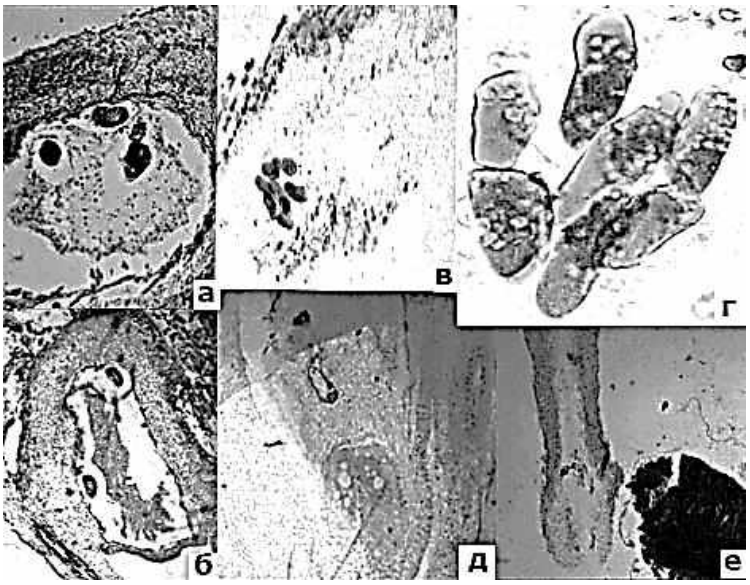


Рисунок 6.13 - Повреждения семян энтомовредителями: а-б – яйца конобионтов, хр. Хамар-Дабан, 22.06.91, в-г – личинки, хр. Хамар-Дабан, 1.07.92, д – тоже, низкогорье, Восточный Саян, е – головка огневки, а-в, д-е х10, г – х 40.

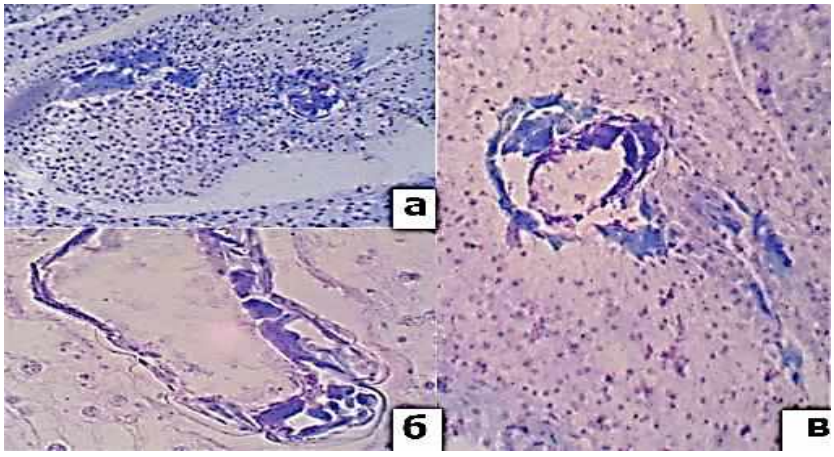


Рисунок 6.14 - Личинки семяеда 7.07.95 (а), 5.07.95, (б), 10.07.95 (в), низкогорье Восточного Саяна, х4, х10.



Рисунок 6.15-Семяед (имаго) в ЖГ 7.07.95,низкогорье Восточного Саяна,х4х10

Вследствие повреждения конобионтами уже в конце июня (22.06.91) женский гаметофит оказывается разрушен. Интересно отметить, что при наличии конобионтов даже в отсутствие ПЗ полной деградации ЖГ не

наблюдается вплоть до полного его уничтожения; ткани вокруг яйца или личинки мегастигмуса дают интенсивное окрашивание (на белки). Мы полагаем, что вследствие гормонального сигнала растение воспринимает личинку как собственный развивающийся зародыш.

6.6. Качество семян

Результаты эмбриологического анализа семян подтверждаются данными рентгенографии (таблица 6.5). Практически во всех горных экосистемах качество семян пихты крайне низкое. Соотношение причин формирования нежизнеспособных семян зависит от места произрастания деревьев (в т.ч. и абсолютной высоты) и сильно варьирует в разные годы. В низко- и среднегорье подавляющее большинство семян, как правило, повреждается энтомовредителями. Некоторое количество шишек во всех регионах повреждается шишковой огневкой (*Dioryctria abietella* F.). Значительное количество семян повреждается семеедами р. *Megastigmus*. Так, в среднегорье Восточного Саяна число уничтоженных мегастигмусом семян на одной пробной площади колеблется от 24,1 до 86.6% (рисунок 6.16).

В разные годы изъятие семян варьировало в различных популяциях от 5,3 до 72,9%. Доля семян, поврежденных семяедами в среднегорье, в среднем составляет около 70,6%. Наблюдаются различия в зараженности семян в зависимости от типа леса: максимально повреждаются семена деревьев, растущих на высотах 450-530 м над ур. м. в крупно- и разнотравных типах леса. Аналогичные результаты получены и для низко- и среднегорных районов хр. Хамар-Дабан и Кузнецкого Алатау (Бажина, 1998).

Идентификация имаго и личинок показала, что семена пихты сибирской в районах Восточного Саяна повреждает преимущественно наездник-семеед *Megastigmus specularis Walley* (*Hymenoptera, Torymidae*) (Бажина, Белова, 2007).

Таблица 6.5 - Качество семян пихты сибирской (1991-2018гг.)

Расстояние от источника загрязнения, км	Полнозернистые	Поврежденные энтомо-вредителями	Пустые и без зародыша	Масса 1000 шт. семян, г
	хр. Хамар-Дабан, 450 м над ур. м.			
10-15	6,2-36,7	18,5-40,0	44,4-54,2	5,1-8,4
70-75	14,3	59,1	26,6	6,3
115-120	9,4-27,1	22,1-61,1	29,5-50,8	9,1-10,2
125-130	3,4-14,9	54,9-63,1	22,0-38,7	7,0-8,3
	хр. Хамар-Дабан, 1100-1190 м над ур. м.			
120-125	0	6-11	89-100	3,8-8,6
130-135	0-80,3	9,9-11,5	11,5-47,1	-
	отроги Восточного Саяна, 450-520 м ур. м.			
15-20	1-56	17,0-73,0	43-99	11,5
	Восточный Саян, 830 м ур. м. (хр. Кайдынский)			
28-30	0,3-4,6	1,3-90,5	9,2-94,1	3,0-6,1
	Западный Саян, 450-520 м над ур. м.			
120-130	28,0-31,0	6,9-10,5	28,8-59,5	5,3-11,8
	Западный Саян, 1100-1450 м над ур. м.			
190-200	0-16,0	5,0-66,0	10,0-71,0	5,9-7,2
Кузнецкий Алатау				
400м н. ур. м.	14,1	49,2	36,6	5,4-8,1
20-25 км, 850м н. ур. м.	23,6	37,7	38,7	5,5-7,1
1900м н. ур. м.	5	47,5	47,5	3,8-6,5
	Северо-восточный Алтай, 450 м над ур. м.			
более 200 км	20,1	50,2	29,7	8,0-11,2
	Северо-восточный Алтай, 1100-2000 м над ур. м.			
более 200 км	16,6	56,8	26,6	7,1-9,1

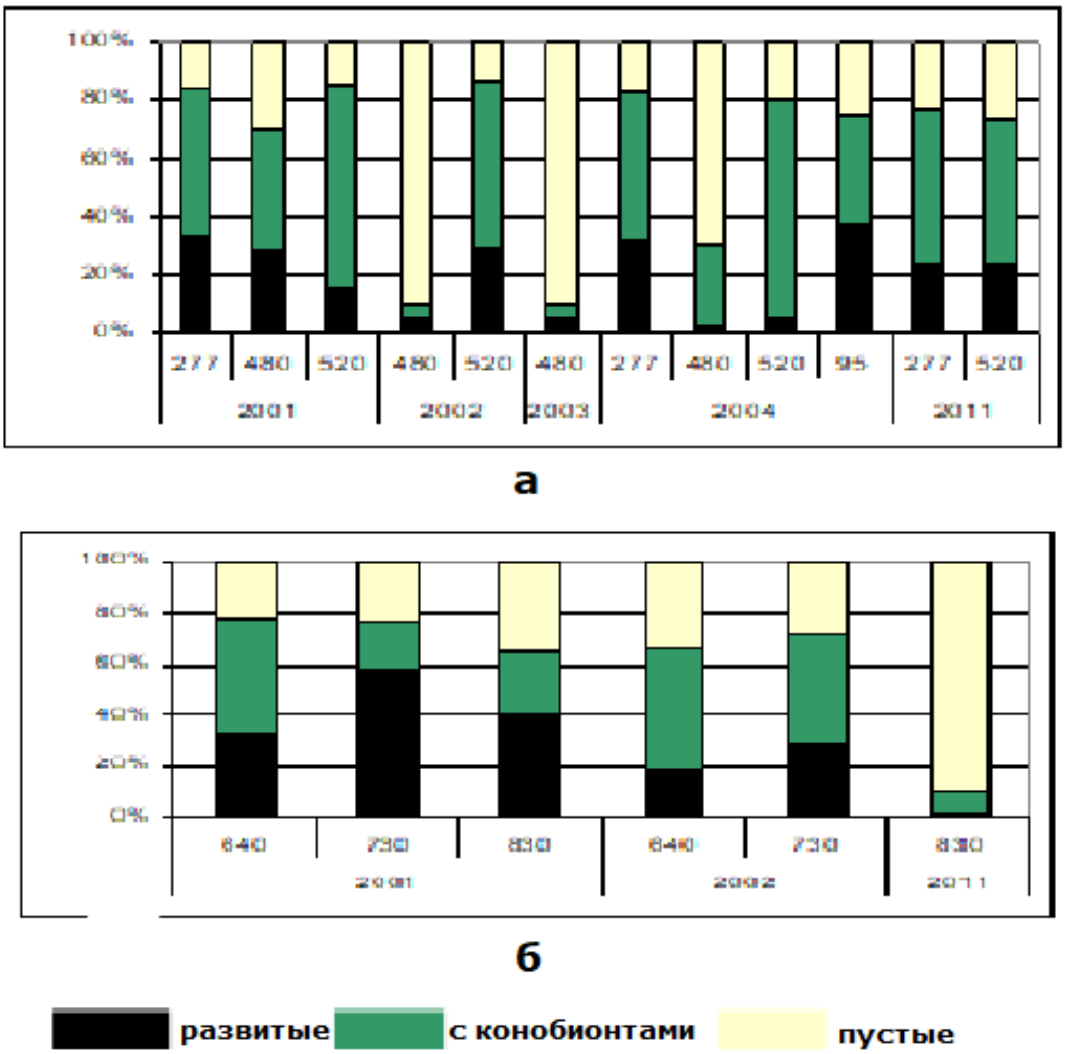


Рисунок 6.16 - Качество семян (%) пихты сибирской в лесных экосистемах Восточного Саяна (2001-2004 и 2011гг.): а–95-520м, б–640-830 м. над ур. м.

Факторами регуляции численности семяедов являются семеношение кормового растения, погодно-климатические условия, особенности биологии насекомого. В высокогорных экосистемах зараженность семян снижается. В древостоях отрогов Восточного Саяна (640-830 м у. м.) у отдельных деревьев доля поврежденных семян составляла всего 2,4–6,1% (пихтарник разнотравно-зеленомошно-вейниковый, 640–680 м ур.м.), в среднем на разных участках – 24,5–57,5%.

Таким образом, можно заключить, что изъятие семян мегастигмусом в низко- и среднегорных древостоях является одним из наиболее значительных факторов потерь семенного фонда пихты. Максимальное повреждение семян в ценопопуляциях (450-540 м над ур. м.), возможно, обусловлено наиболее

благоприятн4ым для насекомых температурным режимом. Интересно отметить, что на северо-восточной границе с г. Красноярском, 450-480 м ур. м. наблюдалось снижение повреждения семян (Бажина, Белова, 2002), как и с увеличением высоты местности (640-830м над ур. м.), и одновременно в этих условиях возрастала доля пустых и беззародышевых семян (до 89,9% у отдельных деревьев). Ранее предполагалось, что размер популяций мегастигмуса зависит от количества потенциально полнозернистых семян в древостое (рисунок 6.17), однако настоящие исследования показали отсутствие зависимости – в неопыленных семяпочках, заселенных мегастигмусом развитие не прекращается вплоть до полной утилизации. Сохранению высокой численности семяеда способствует уход части личинок (max = 75,0%, min=28,6%, в среднем 51,2%) в многолетнюю диапаузу (Белова, Бажина, 2007, Bazhina, Belova, 2013).

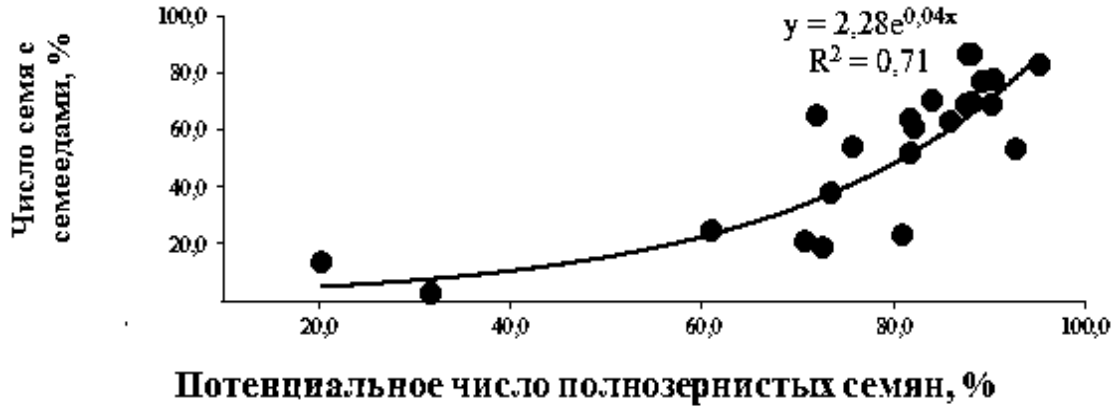


Рисунок 6.17 - Зависимость числа поврежденных семян от количества потенциально полнозернистых семян в насаждении, Восточный Саян (r=0.99)

В отдельные годы отмечается довольно резкое снижение качества семян у пораженных ржавчинным раком деревьев по сравнению с морфологически здоровыми деревьями, растущими в этом же древостое (например, в 2002г. в среднегорье Восточного Саяна – почти в три раза) (таблица 6.6). Можно предположить, что это явление обусловлено ухудшением питания побегов (и шишек) вследствие влияния паразитного гриба (нарушений метаболизма и системного ослабления дерева). Качество пыльцы *in vitro* у больных деревьев

также уменьшалось. Поскольку большая часть взрослых семеносящих деревьев в насаждениях, как правило, поражена раком (от 21,4 до 71,4% на разных пробных площадях, Бажина, Аминев, 2007), это явление может привести к снижению продуктивности и генетического пула семян.

Таблица 6.6 - Качество семян здоровых и пораженных ржавчинным раком деревьев пихты сибирской, Восточный Саян, %.

Состояние деревьев	Полнозернистые	Пустые и без зародыша	Поврежденные конобионтами
2002 г.			
Здоровые	60,5	13,5	26,0
Больные	19,4	66,7	13,9
2003 г.			
Здоровые	16,6	9.9	73.5
Больные	12,3	67,9	19,8

6.7. Обсуждение результатов исследований

Эмбриогенез, как сложный процесс, проходит согласно определенным паттернам клеточных делений и законам (происхождения, чисел, расположения, экономии) (Шамров, 1997). Развитие зародыша у пихты сибирской проходит по классической для представителей сем. *Pinaceae* с однолетним циклом развития схеме (Dogra, 1976): формирование клеточного гаметофита (проталлиума), микропилярный конец которого становится местом формирования ЯК, халазальный – приобретает функции питания, проходит после опыления. Исследования показали, что развитие ЖГ (до стадии формирования ЯК) не зависит от наличия ПЗ на нуцеллусе семяпочки. Прорастание ПЗ наблюдается через 10-15 дней после опыления в конце второй декады июня, после кратковременного периода покоя, который необходим для подготовки последующих физиологических процессов. Мы разделяем мнение Мошкович (1992) о целесообразности выделения у хвойных прогамной фазы оплодотворения, во время которой происходит подготовка гаметофитов

(кратковременный период покоя МГ, синтез и выделение ферментов МГ в семяпочку).

Исследования показали, что у пихты к одному архегонию, как правило, подходит одна ПТ, при этом прохода ПТ внутрь ЯК, так же, как и у видов р.*Picea* (Мошкович, 1992), не отмечено, мужские гаметы проходят в ЯК через шейку. Клетки шейки часто не просматриваются, возможно, лизируют еще до прохождения мужских гамет; при отсутствии МГ они могут оставаться интактными до начала июля (еще видны 3.07.90 и 8.07.97). Очевидно, вопрос лизиса ШК требует дальнейших исследований. Известно, что ауксин ПТ может стимулировать семяпочку к производству гормонов, необходимых для ее дальнейшего развития (Sweet, Lewis, 1969). При прорастании ПЗ и в начале роста ПТ у *P. concorta* показано резкое увеличение активности цито-хромоксидазы, пероксидазы, глюкоза-6-фосфатдегидрогеназы (Kormutak, 1976). На поздних этапах развития ЯК ферментативная активность МГ влияет на развитие семяпочки (Sweet, Lewis, 1969, 1971, Pettitt 1965, 1982). Мы разделяем мнение этих исследователей, связывающих энзиматическую активность развивающегося МГ с возможной ролью в развитии семяпочки – и предполагаем, что это основной механизм его влияния.

Пика окраски ЯК достигает перед оплодотворением, в ней, как и у других хвойных в этот период хорошо видны цитоплазматические включения различного размера, которые представляют собой ядрышкоподобные интенсивно окрашенные сферические тела и тяжи цитоплазмы. Обнаружение тяжей цитоплазмы спермиевой клетки у пихты сибирской свидетельствует о участии ее в формировании зиготы и зародыша. Участие цитоплазмы спермиевой клетки в формировании перинуклеарной зоны вокруг зиготы показано у р. *Picea* (Мошкович, 1992). В момент оплодотворения хромосомы ядра ЯК у пихты, как и у других хвойных, практически не просматриваются, вокруг ядра идентифицируется неоцитоплазма. Известно, что первый слой неоцитоплазмы дугласии, окружающей свободные ядра, содержит отцовские хлоропласты и материнские митохондрии (Durzan, 2011).

Нами подтверждены ранние наблюдения для *Pinaceae* (Miyake, 1903, Мошкович, 1992) о том, что рецептивная вакуоль в микропилярном конце яйцеклетки возникает перед оплодотворением и только при наличии ПТ. Однако, если у ели развитие ЖГ в отсутствие МГ проходило до заложения архегониев, затем приостанавливалось, то у пихты сибирской прогресс был более значительным – вплоть до формирования зрелой ЯК. Казалось бы, налицо напрасная трата потенциала ресурсов, однако в свете этого представляют интерес случаи слияния второго спермия с ядром БКК и дальнейшие деления образовавшейся клетки. Мы полагаем, что это, как и некоторые другие явления (формирование нескольких шишек из одной почки, полиплоидия семян), свидетельствует о надежности репродуктивной системы данного вида. По мнению некоторых исследователей (Гродзинский, 1983, Пучковский, 2013), конкурентная избыточность делает возможным и эволюционно эффективным естественный отбор. При резких колебаниях условий среды, наличие у пихты сибирской запасных подсистем, которые могут замещать друг друга при нарушениях развития, повышает шансы на выживание вида.

Репродуктивный успех растений определяется наличием жизнеспособной пыльцы, т.к. получение качественных семян во многом зависит от ее качества (Поддубная-Арнольди, 1976, Wilcock, Neilan, 2002). Качество ПЗ определяется нормальным морфогенезом пыльника, прохождение которого обусловлено различными физиолого-биохимическими процессами (Heslop-Harrison, 1959, 1964; Резникова, 1984, Эмбриология..., 1997, Цаценко и др., 2012). Увеличение стерильности пыльцы, наблюдаемое при нарушении гомеостаза деревьев и в стрессовых условиях, может привести к нарушению процессов оплодотворения и формирования семян, что подтверждается цитоэмбриологическим анализом.

Качество пыльцы пихты в тестах *in vitro* снижается не только при температурных экстремумах, интродукции, в неблагоприятных экологических условиях, но и при воздействии биотических факторов (Бажина, 2005). В пробах пыльцы, пораженных ржавчинным раком деревьев, резко снижается прорастание, изменяется состав ПЗ; гистохимические тесты показали, что

изменяется реакция на свободные аминокислоты, пероксидазу. Паразитные грибы влияют на все функции больного растения, приводят к снижению продуктивности (Купревич, 1947, Burdon, Thrall, 1999, Engesser et al., 2000, Wood et al., 2000). Ухудшение общего состояния больных и усыхающих деревьев, нарушение метаболизма, изменения состава, очевидно, и приводят к снижению качества пыльцы. Наблюдаемая при этом разнокачественность пыльцевых зерен создает предпосылки для отбора генов при оплодотворении (Hormaza, Herrero, 1992). Снижение качества пыльцы у деревьев, растущих в условиях промышленного загрязнения позволяет использовать в качестве индикатора состояния среды в работах по биомониторингу даже пыльцу относительно устойчивых видов (Cox, 1983, Keller, Bela, 1984, Genetics effects., 1987, Bazhina. 2019 и др.).

Свидетельством. Нормальная архегониальная полиэмбриония для сибирских хвойных надежности репродуктивной системы пихты является полиэмбриония семян. Первое деление ядер проэмбрио у пихты проходит на месте их слияния. В период миграции ядер на халазу они окружены неоцитоплазмой. Показано, что неоцитоплазма ядер проэмбрио содержит множество митохондрий и некоторые пластиды, а во время объединения ядер проэмбрио – небольшие липидные капли (Runions, Owens, 1999); небольшие включения в яйцеклетке происходят из зоны цитоплазмы– весьма обычное явление, наблюдается у елей, лиственниц и кедра (Третьякова, 1990, Chowdhary, 1962, Misra, 1994). Считается, что она приводит к селекции лучшего эмбрио, остальные, как правило, дегенерируют (Buhholz, 1920, Gupta, Grob, 1995). У видов р. *Abies* отмечена как простая, архегониальная, так и кливажная полиэмбриония (Hutchinson, 1924, Owens, Molder, 1985). Предполагается (Singh, 1978), что развитию кливажной полиэмбриони способствовало значительное уменьшение количества архегониев у видов *Pinaceae* по сравнению с более древними голосеменными. В наших исследованиях полиэмбриония наблюдалась в 9% проанализированных семяпочек; наблюдалось формирование розетки, однако четко проследить

кливаж (расщепление зародыша) пока не удалось. К моменту созревания семени у пихты сибирской в нем обычно остается только один зародыш, крайне редко – два, остальные отстают в развитии и дегенерируют. Предполагается (Runions, Owens, 1999), что отмирание зародышей вызвано летальными комбинациями аллелей, различиями во времени оплодотворения, скоростью развития проэмбрио и внедрения эмбрио в зародышевый канал. Очевидно, конкуренция зародышей у пихты – одна из ранних стадий селекции (следующая после гаметной селекции).

При эмбриогенезе, как и микро- и мегаспорогенезе, отмечены некоторые различия в календарных сроках прохождения процессов в разновысотных древостоях, что может определяться температурными условиями. Однако развитие зародыша – более или менее независимый от внешних условий процесс; развитие семени, как правило, завершается к концу августа.

Таким образом, исследования этапов оплодотворения, проэмбрио- и эмбриогенеза у пихты сибирской позволяют сделать следующие **выводы**:

1. Стадии и сроки развития ЖГ несколько варьируют в зависимости от условий среды до периода оплодотворения.
2. В яйцеклетке пихты сибирской в период оплодотворения обнаружены тяжи (вероятно, ток цитоплазмы спермиевой клетки) от приемной вакуоли к месту слияния половых ядер.
3. Мужской гаметофит оказывает влияние на женский гаметофит на поздних стадиях развития, обусловливая ряд структурных изменений, предшествующих собственно оплодотворению: лизис клеток ЖГ над архегонием при росте пыльцевой трубки, в некоторых семяпочках – деструкция шейковых клеток до прохождения ПТ, возникновение в микропилярном конце архегония приемной вакуоли. При отсутствии роста ПТ в направлении данного архегония ШК остаются интактными, приемная вакуоль не образуется, развитие ЖГ приостанавливается.
4. Пыльца различного качества отличается по составу, активности фитогормонов и фенольных соединений. Качество пыльцы в пробах при

проращивании *in vitro* варьирует в зависимости от условий произрастания (высотный градиент, загрязнение среды) и состояния деревьев (у усыхающих и пораженных раком отличается меньшими размерами и низким качеством).

5. Оплодотворение и эмбриогенез у пихты – относительно независимые от внешних условий процессы. Оплодотворение наблюдается в сжатые сроки – 29 июня-2(5) июля, в разных условиях произрастания. Хромосомы ядра ЯК просматриваются плохо.

6. Эмбриогенез у пихты сибирской проходит по *Conifer*-типу, развитие идет до некоторой степени асинхронно в разных стробилах одного дерева, деление ядер проэмбрио наблюдается на месте слияния спермия и ядра ЯК. В период миграции ядер проэмбрио к основанию каждое окружено слоем тонкоструктурированной цитоплазмы.

7. В период деления зиготы отмечены случаи делений в апикальной части архегония, предположительно в результате слияния второго спермия с ядром БКК.

8. При эмбриогенезе в 9% формирующихся семян отмечена полиэмбриония.

ГЛАВА 7. СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ

7.1. Урожайность шишек

Значительные потери семян пихты сибирской компенсируются стабильным семеношением. В урожайные годы как в субальпийских биоценозах (1000-1200 м над ур. м.), так и в среднегорье на одном дереве насчитывалось до 121-130 шишек (таблица 7.1). Абсолютного отсутствия урожая сразу у всех деревьев в насаждении не наблюдалось никогда: даже в неблагоприятные по погодным условиям годы на дереве развивается несколько шишек (1-5 шт.). Во всех условиях произрастания число шишек на деревьях значительно варьирует в разные годы развития. В лесных экосистемах побережья оз. Байкал наблюдалось снижение числа шишек на дерево по мере приближения биоценозов к Байкальскому ЦБК (в период его работы). У деревьев, растущих на расстоянии 110-130км, как правило, насчитывалось больше шишек, чем в древостоях, расположенных в 3-15 км, хотя лесорастительные условия здесь аналогичны (пихтарники крупнотравные). Так, например, в 1996г. показатели различались в три раза (в среднем 28 против 10), ситуация повторилась и в неурожайном 1995г. Выделялись отдельные деревья, даже в условиях загрязнения стабильно продуцирующие шишки (более 32шт./дерево). В высокогорных биоценозах размеры шишек меньше, у отдельных деревьев формировались мелкие, недоразвитые шишки и семена.

Таблица 7.1 - Число шишек/ дерево, шт., прочерк – отсутствие данных.

№ дерева	Годы наблюдений						№ дерева	Годы наблюдений				
	1996	1995	1994	1993	1992	1991		1996	1995	1994	1993	1992
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
окрестности г. Бабушкин, 135км от ЦБК							долина р. Большая Ивановка, 125км					
1б	5	8	10	8	5	19	1и	17	2	27	-	-
2б	4	17	15	17	6	21	2и	17	3	15	-	-
3б	2	0	75	32	24	27	3и	5	9	20	-	-
4б	56	0	10	12	9	12	4и	2	8	12	-	-

продолжение таблицы 7.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
5б	6	9	10	4	19	0	5и	25	0	37	7	17
6б	6	0	53	23	0	6	6и	35	0	5	15	13
7б	11	1	6	23	0	13	7и	8	3	38	8	37
8б	1	6	0	0	0	0	8и	3	6	32	11	20
9б	0	9	20	10	5	23	9и	3	0	23	5	18
10б	33	15	9	3	25	0	10и	15	0	36	11	20
11б	12	10	10	0	27	0	И	5	0	42	0	38
12б	26	12	0	0	0	0	12и	35	5	13	0	31
13б	23	15	26	0	0	0	13и	2	28	15	0	12
14б	11	6	27	0	0	0	14и	73	0	38	11	18
15б	121	0	20	18	25	0	15и	6	0	13	24	0
16б	38	0	33	20	30	0	16и	8	0	35	6	1
17б	78	0	15	24	10	0	17и	37	15	22	11	0
18б	43	27	2	0	0	0	18и	68	15	30	11	0
долина р. Снежная, 10-15км от ЦБК							долина р. Переёмная,70-75км от ЦБК					
1сн	26	1	32	15	16	0	1п	35	10	0	37	0
2сн	8	2	10	4	10	13	2п	5	25	0	30	0
3сн	0	0	15	12	16	0	3п	15	15	12	0	0
4сн	6	0	13	10	5	2	4п	25	5	5	0	0
5сн	15	0	0	0	12	0	5п	3	10	15	0	0
6сн	7	0	0	0	15	0	6п	20	10	35	0	0
7сн	20	3	10	14	0	0	7п	7	3	12	5	0
8сн	9	15	10	0	0	0	8п	0	0	9	15	0
9сн	5	0	10	18	0	0	9п	3	5	10	7	0
10сн	5	0	5	14	0	0	10п	3	0	7	10	0
11сн	10	5	10	8	0	0	11п	8	0	10	22	0
12сн	5	5	10	23	0	0	12п	5	3	10	22	0
13сн	10	3	10	18	0	0	13п	3	10	20	0	0
14сн	15	0	5	0	0	0	14п	85	10	23	26	0

7.2. Семенная продуктивность шишек

Особенностью пихты сибирской является высокая (среди видов сем. *Pinaceae*) семенная продуктивность женских шишек: в низкогорных биоценозах формируется в среднем 234-365 семян/шишку, 67,0-85,5% из которых – морфологически развитые (таблица 7.2). Выявлены тесные положительные связи между числом семян, семенных чешуй и длиной шишек, слабые положительные – между шириной шишек и выходом семян (таблица 7.3).

Выход морфологически развитых семян из шишки у пихты сибирской стабильно высокий во всех условиях произрастания. Деревья, растущие в субальпийских биоценозах верхних частей гор, характеризуются некритичным снижением семенной продуктивности – 143-231шт., в т. ч. 35,3-74,9% семян – морфологически нормально развитые. Некоторое снижение семенной продуктивности наблюдалось у деревьев, произрастающих в непосредственной близости от источников загрязнения (окрестности Байкальского ЦБК, хр. Хамар-Дабан, граница с г. Красноярском, Восточный Саян). Оценка доли влияния факторов методом главных компонент показала, что до 57,7-91,4% общей дисперсии показателей объясняется первыми двумя факторами, очевидно, температурным режимом и количеством осадков (рисунки 7.1, 7.2а).

Таблица 7.2 - Семенная продуктивность шишек (среднемноголетние значения, 1991-2018гг.)

Высота произ-растания, м н.ур.м.	Размеры шишек, мм		Число семенных чешуй, шт.		Число семян, шт.		Выход семян, %	
	длина	ширина	развитых	общее	развитых	общее	общий	в т.ч. развитых
1	2	3	4	5	6	7	8	9
хр. Хамар-Дабан (1991-1995гг.)								
1991г.: 450 (125)	61±3,3	22±0,8	128±8,7	148±8,6	179±10,6	231±14,8	74,1±4,89	60,2±2,25
450 (10-15)	70±1,8	24±0,5	142±4,0	163±4,0	179±9,1	272±9,4	85,1±1,70	72,2±1,80
1100-1200 (125)	57±3,5	24±0,8	116±9,5	131±8,5	185±17,8	213±17,4	80,9±2,15	68,8±2,81
1100-1200 (115)	58±3,0	24±0,3	108±4,7	136±4,1	169±12,9	199±11,9	72,0±2,80	59,0±3,40
1992г.: 450 (125)	71±2,6	25±0,8	146±4,7	172±5,2	230±11,2	284±10,8	81,0±10,70	67,0±0,89
450 (115)	81±1,8	26±0,8	150±3,2	179±3,8	250±8,0	296±7,2	82,0±0,80	69,0±0,21
450 (10-15)	81±3,7	27±0,3	150±9,4	180±9,6	258±17,6	289±18,8	80,3±1,7	70,1±1,80
1100-1200	42±2,2	19±12,0	84±19,7	120±11,7	295±3,6	153±16,1	67,8±9,47	50,1±22,48
1993г. 450 (125)	63±2,3	20±0,4	134±4,3	152±3,4	222±9,8	252±8,8	80,6±1,71	69,8±2,10
450 (115-120)	66±1,1	20±0,4	128±2,8	150±2,7	207±11,2	231±12,2	78,9±4,02	66,5±3,51
450 (70-75)	65±1,8	19±0,3	138±3,1	150±2,7	231±6,6	272±21,2	78,5±2,05	65,0±1,06
450 (10-15)	61±1,4	19±0,3	128±3,5	152±4,0	214±5,4	240±6,3	79,4±2,06	70,3±0,94
1100-1200	58±4,9	18±1,9	111±10,1	136±7,8	182±5,9	204±4,2	76,3±6,3	65,6±0,1
1994 1100 (125)	54±0,7	18±0,3	110±1,9	133±1,8	185±4,8	217±5,8	80,8±1,06	70,1±1,11

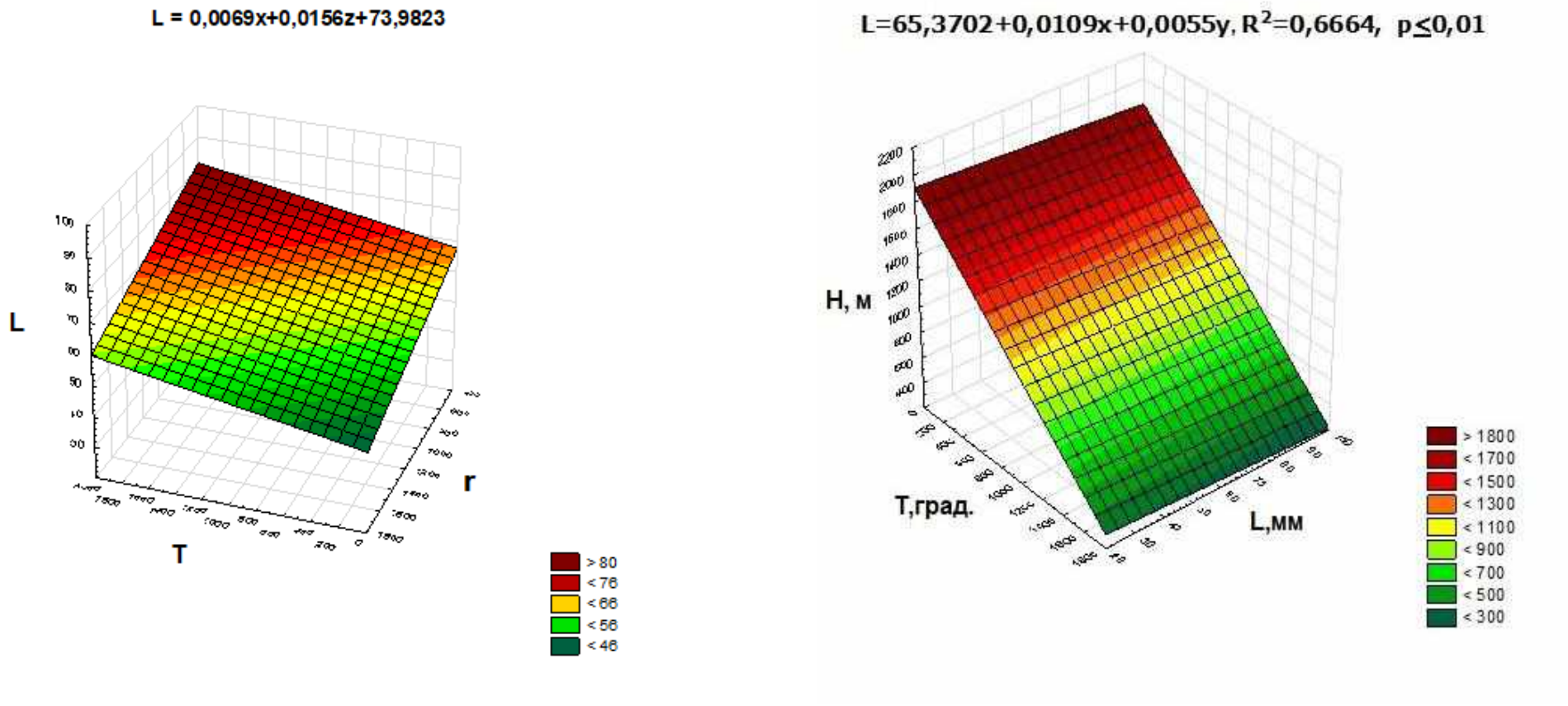
(в скобках приведено расстояние до источника загрязнения – Байкальского ЦБК, км)

продолжение таблицы 7.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
1994 1100 (115)	52±1,7	22±0,2	115±2,6	142±2,3	171±9,6	209±1,0	75,2±2,64	61,1±2,96
отроги Восточного Саяна (1992-2020гг.)								
ВС-500	71±2,7	24±0,7	137±5,9	164±6,2	231±10,8	273±12,1	82,5±0,96	69,8±1,63
ВС-480*	71±2,5	18±2,7	127±11,9	144±12,8	181±8,0	194±7,4	70±18,2	5,5±15,4
ВС-640	61±4.4	22±0,8	106±10,4	133±9,9	176±21,8	220±20,9	82,1±2,47	64,0±4,72
ВС-700	59±3,3	23±1,5	111±7,7	136±9,1	181±17,3	220±18,1	81,2±1,26	68,1±1,06
ВС- 830	68±2,7	25±0,5	127±4,64	152±4,8	222±8,9	265±6,7	89,0±3,42	72,0±3,44
ВС- 300	80±1,3	26±0,5	159±2,11	188±2,3	274±4,43	318±4,76	63,6±6,30	50,8±5,69
Коллекция ИЛ	65±1,7	22±0,4	132±4,5	170±4,2	222±18,2	270±5,3	72±3,7	57,0±4,32
Среднесибирское плоскогорье, 2004г.								
200	62±1,7	23±0,7	118±5,98	152±5,5	196±8,41	221±9,1	74±2,73	66±2,29
100	76±1,4	32±5,2	106±10,9	127±13,0	213±24,0	251±4,4	88,9±1,8	76,3±2,0
Енисейский кряж, 2008г.								
400	70±1,4	22±0,4	123±2,3	153±2,7	211±3,9	245±4,4	80,5±1,84	69,2±0,78
Западный Саян (хр. Кулумыс, Ойский)								
ЗС - 400	78±1,8	20±0,7	150±6,3	179±6,5	255±10,4	295±10,5	83,2±2,8	71,7±2,6

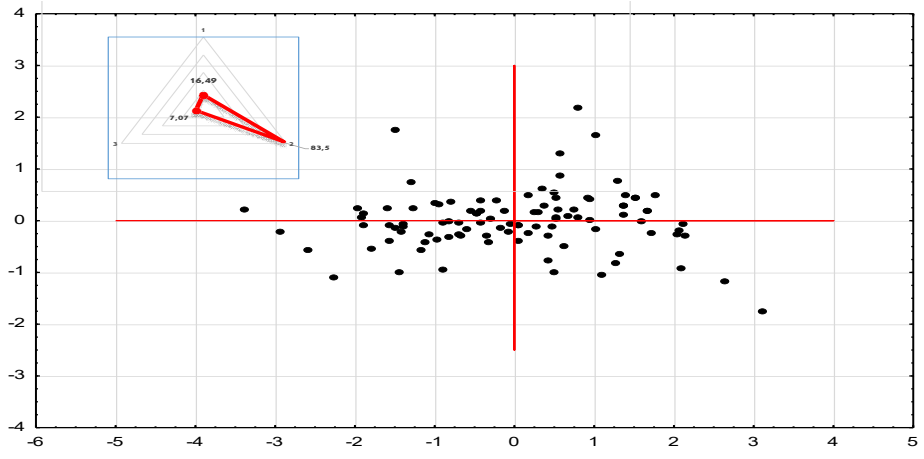
продолжение таблицы 7.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9
ЗС -1000	67±1,15	24±0,43	136±2,47	179±6,5	255±10,4	295±10,5	83,2±2,8	68,7±1,11
ЗС -1400	47±0,9	17±0,3	94±2,0	165±3,39	228±4,01	272±5,09	81,6±0,93	62,6±1,0
хр. Бархатный, Кузнецкий Алатау, 2007-2008гг.								
КА-570-780, 2007г.	44±3,9	18±1,8	111±13,5	137±14,7	152±54,9	219±25,8	82±0,80	70,0±1,84
КА-1000, 2007г.	44±3,8	17±1,8	124±5,8	152±7,3	212±12,4	250±9,2	82±0,8	70±0,8
КА-567-778, 2008г.	48±2,2	23±2,1	100±13,2	123±13,7	167±22,2	195±22,0	79,3±0,43	67,0±2,81
КА-850, 2008г.	46±1,2	21±1,2	95±3,4	118±3,5	164±9,5	198±9,7	83,8±3,74	69,3±3,71
КА-1000, 2008г.	47±8,4	20±1,9	84±11,1	108±12,1	143±20,9	169±22,9	77,8±1,98	65,5±2,37
Северо-восточный Алтай, 2011г.								
АЗ-550	58±1.6	19±0,6	122±7,0	152±6,9	213±10,6	243±12,0	79,9±1,33	70,1±2,0
АЗ -1100	41±3,9	15±0,7	91±11,6	114±12,4	154±23,3	176±22,2	78,4±4,23	7,2±6,82

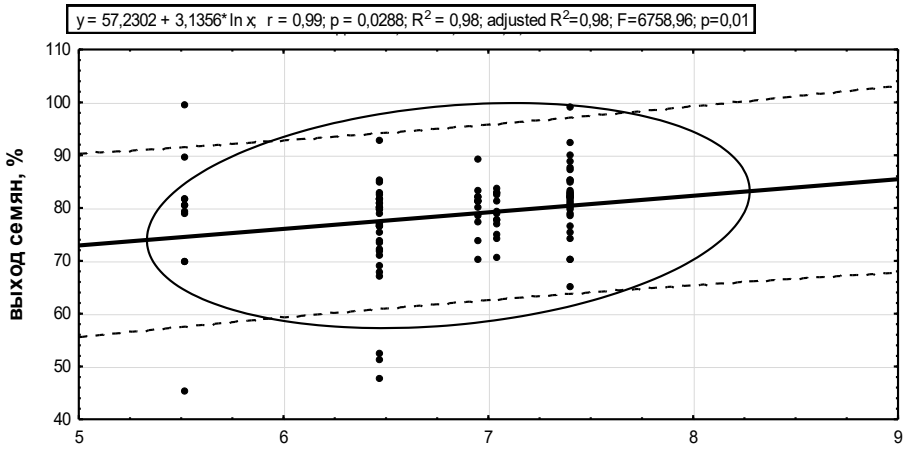


а б

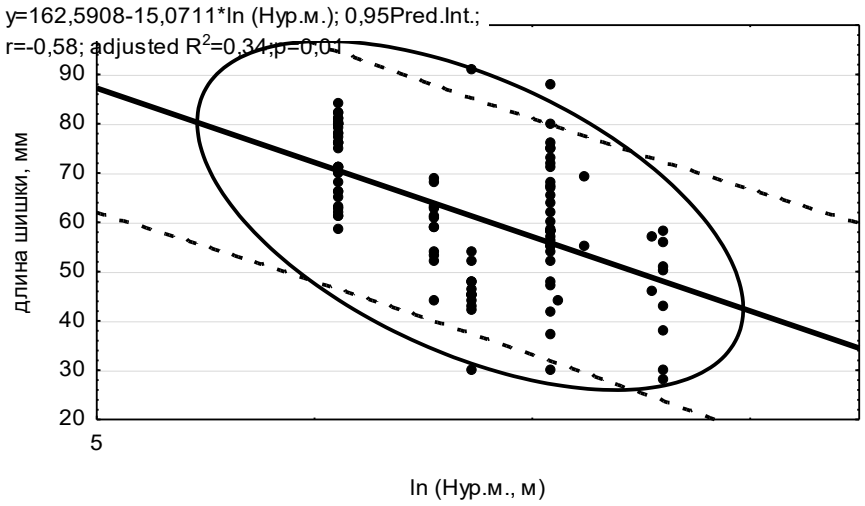
Рисунок 7.1 - Зависимости длины (L, см) шишек: а – от годового количества осадков, мм (r= – 0,52) и суммы температур (T) ºΣt>10ºC (r = 0,49, p≤0,05); б – от абсолютной высоты (H, м) и суммы температур (T) ºΣt>10ºC (T. град., r = – 0.5, p≤0,01).



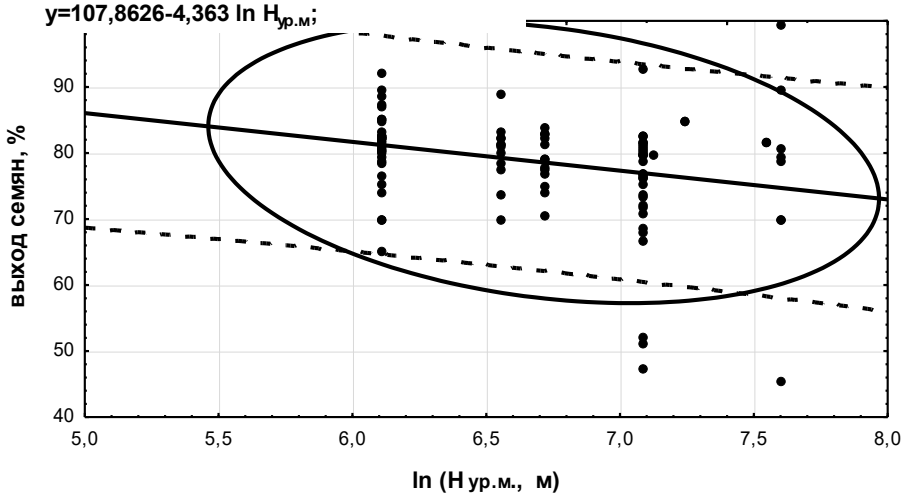
а



б



в



г

Рисунок 7.2 – Проекция длины шишек пихты сибирской на первые две главные компоненты (а – 83,5/16,49/7,07) и зависимости показателей семенной продуктивности шишек (выхода семян, %) от суммы темпеатур (б), суммы температур ºΣt>10ºС (в) и абсолютной высоты над уровнем моря – $H_{ур.м.}$(в,г).

Таблица 7.3 - Корреляции между показателями семенной продуктивности

Показатель	ДМ	ШМ	РЧ	ЧО	РС	СО	ВС	ВСР
ДМ	1							
ШМ	0,67	1						
РЧ	0,71	0,1	1					
ЧО	0,68	0,02	0,97	1				
РС	0,88	0,35	0,92	0,94	1			
СО	0,88	0,40	0,94	0,88	0,96	1		
ВС	-0,07	0,08	-0,48	-0,36	-0,23	-0,38	1	
ВСР	-0,04	0,1	-0,36	-0,38	-0,19	-0,22	0,81	1

Примечание: ДМ – длина и ШМ – ширина мегастробила, РЧ – число развитых и ЧО – общее число семенных чешуй в мегастробиле, РС – число морфологически развитых и СО – общее число семян на мегастробил, ВС – общий и ВСР – выход развитых семян.

Регрессионный анализ показал, что выход морфологически развитых семян из шишки положительно коррелирует с увеличением суммы эффективных температур, высотой произрастания темнохвойных пихтовых древостоев (рисунок 7.2б-г). Негативное влияние на размеры и продуктивность оказывают и биотические факторы. Исследования здоровых и пораженных *Melapsorella cerastii* деревьев показали в отдельные годы довольно ощутимое снижение семенной продуктивности шишек у больных раком деревьев (таблица 7.4): длины – на 7,7-13,9%, числа семенных чешуй – на 14,3-17,0%, числа семян – на 11,7-18.5%. Анализ компонентов дисперсии показал достоверное, хотя и слабое влияние состояния деревьев на показатели структуры урожая. Уменьшение линейных параметров шишек больных деревьев приводит к снижению общего выхода семян на 4,7-24,1% в разные годы, выход морфологически развитых семян уменьшается на 6,7-24,3%. Тем не менее более 50% семенных чешуй шишек таких деревьев продуцировали морфологически развитые семена.

Таблица 7.4 - Семенная продуктивность шишек здоровых и пораженных *Melapsorella cerastii* деревьев.

Год	Состояние деревьев	Размеры шишек, мм		Число семенных чешуй, шт.		Число семян, шт.		Выход семян, %	
		длина	ширина	развитых	всего	развитых	всего	всего	в т.ч. развитых
2003	Здоровые	79+6,0	26+1,0	157+15,5	182+17,0	271+24,1	315+31,0	86+0,5	75+0,5
	Пораженные ржавчинным раком	68+3,1	24+0,8	130+5,7	156+6,1	221+10,3	258+11,6	82+0,9	70+1,1
2002	Здоровые	65±1,2	20±0,4	149±3,5	177±3,4	248±16,7	299±13,7	83±4,3	70±5,1
	Пораженные ржавчинным раком	60±1,80	19±0,5	126±6,2	150±6,8	219±12,5	264±14,4	63±11,0	53±9,2
Значения критерия λ		2,52	0,32	7,65	7,18	11,59	13,18	0,64	0,01
Доля влияния деревьев, %		13,1	различия не достоверны	23,3	20,2	11,0	14,7	различия не достоверны	
Уровень значимости, %		0,05		0,01	0,01	0,05	0,05		

Для сохранения вида предприняты попытки индуцировать соматический эмбриогенез *in vitro*. Метод в сочетании с криоконсервацией широко применяется при плантационном лесовыращивании в США, Китае, Франции и Канаде (Cheng et al., 1975, Arnold et al., 2002, Cyr, Klimashewska, 2002, Korecký, Vítámvás, 2011). Были введены в культуру незрелые зиготические зародыши на стадиях глобулярный эмбрио и формирования семядолей (Malabadi et al., 2005), из семян, собранных в популяциях Западного и Восточного Саяна (1-2 декада августа). Использовались среды ½SH, ½LV и ½ MS (Cyr, Klimashewska, 2002, Schenk, Hildebrandt, 1972). Введение в культуру мегагаметофитов и изолированных зиготических зародышей пихты на ранних стадиях развития (глобулярный эмбрио) оказалось неэффективным, образования каллуса не происходило. Оптимальной стадией развития для формирования каллусной массы оказался семядольный зародыш, достигающий 2/3 длины зародышевого канала. Формирование морфогенного каллуса наблюдалось у 20% эксплантов на 11-19 сутки культивирования. Длительность холодовой обработки значительно влияла на каллусообразование. На среде SH экспланты стабильно формировали каллусы при 11-40-суточной холодовой обработке, максимальная частота (до 48,0%) отмечалась после 21-25 суток. Для образования каллусов на средах ½SH, ½LV и ½MS требуется более длительное охлаждение (от 17 до 25 суток), максимальная частота наблюдалась при обработке семян в течение 19-21суток. При этом на среде SH каллусы давали 26,3-48,0% эксплантов, на среде ½LV - 41,6-42,6%, на среде SH – 48%. На среде ½MS более 50-62,5% эксплантов образовывали каллусы при холодовой обработке в течение 11-35 суток. В экспериментах получены морфогенные каллусы, работы продолжаются.

Понятие структуры урожая и семенной продуктивности, предложенное Д. А. Сабининым (1971) на основе изучения физиологических причин различий в образовании зерна у злаковых культур, отражает полную картину половой репродукции в процессе ее создания растением. Е.Г. Минина и И.Н. Третьякова (1983) модифицировали его для мегастробилов хвойных. Применение понятия «структуры урожая» при анализе семеношения позволяет достаточно быстро определять возможные причины нарушения формирования семян и направления дальнейших исследований.

Характерной особенностью пихты сибирской является чрезвычайно высокая (среди видов сем. *Pinaceae*) семенная продуктивность женских шишек (Третьякова, 1996). Количественные показатели шишек у пихты при этом тесно взаимосвязаны. Некоторое снижение выхода семян из шишки наблюдалось у усыхающих деревьев пихты в высокогорных экосистемах и у деревьев, в значительной степени пораженных ржавчинным раком (Бажина, Аминев, 2007). Однако, несмотря на системные, порой значительные повреждения деревьев, продуктивность семян снижалась некритично. Интересно отметить, что при повреждении семян семяедом даже в отсутствие зародыша развитие структур семени не останавливается, что, возможно, определяется гормональным сигналом паразита. Формирующиеся семена при этом выглядят морфологически нормально развитыми. Аналогичные закономерности показаны для других хвойных видов (Roques, 1981, Roques et al., 1980, 2005). Можно заключить, что происходит напрасная трата репродуктивного потенциала пихты сибирской. Такое положение характерно для всех темнохвойных древостоев лесных экосистем гор Южной Сибири.

Исследования показали, что процессы репродукции и размножения пихты сибирской, с одной стороны, оказываются чрезвычайно уязвимыми к различного рода стрессам (особенно развитие мужских генеративных структур), с другой стороны, высокие количественные показатели потенциальной семенной продуктивности определяют возможности успешного воспроизведения даже в

неблагоприятных условиях. Результаты исследований семенной продуктивности позволяют сделать следующие выводы:

1. Качество семян у пихты сибирской относительно низкое во всех условиях произрастания. В низко- и среднегорных районах большая их часть повреждается энтомовредителями, в высокогорье преобладают пустые семена вследствие недоопыления и низкого качества пыльцы. Влияние фитопатогенов на потенциальную семенную продуктивность мегастробилов незначительно.
2. Потери семян компенсируются чрезвычайно высокой семенной продуктивностью мегастробилов, устойчивым семеношением и высокой регенеративной способностью вида.
3. До 57,7-91,4% общей дисперсии семенной продуктивности шишек (длина и выход семян) объясняется температурным режимом и количеством осадков.
4. Высокий репродуктивный потенциал пихты сибирской подтверждается в экспериментах по микроклональному размножению *in vitro*.

ГЛАВА 8. РЕПРОДУКТИВНАЯ СИСТЕМА – ОСНОВА УСТОЙЧИВОСТИ СУЩЕСТВОВАНИЯ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ (ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ)

> Для поддержанія растительныхъ формъ необходимо, чтобы онѣ время от времени обновлялись посредствомъ сліянія двухъ отдѣльныхъ клѣточекъ
>
> К.А. Тимирязев

Род *Abies* представляет собой древнюю ветвь в семействе *Pinaceae*, представители которого, практически единственные из всего разнообразия *Gymnospermae,* существовавших на Земле с позднего девона, сумели не просто ужиться с победителями в борьбе за существование – цветковыми растениями, но и до некоторой степени восстановить позиции, утраченные после смены мезофитной флоры на кайнофитную (Бобров, 1978). На основании морфологических признаков вегетативных (раздвоенный кончик хвои, ничтожное количество трансфузионной ткани в ее центральном цилиндре, наличие древесинной паренхимы, отсутствие в древесине нормальных смоляных ходов) и генеративных (строение семенных и кроющих чешуй) органов виды р. *Abies* относятся к наиболее древним представителям семейства (Будкевич, 1961). О примитивности свидетельствуют и повторные, независимые от гаметогенеза деления проталлиальных клеток (Цингер, Размологов, 1972). В пыльце видов р. *Abies* образуется, как правило, две проталлиальные клетки, однако у *A. balsamea* описаны случаи увеличения их до трех-четырех, при этом лизис клеток был неполным – ядра сохранялись неразрушенными (Hutchinson, 1914). У пихты сибирской в экстремальных условиях высокогорья Западного Саяна (хр. Ойский) в пыльцевых зернах насчитывалось до трех проталлиальных клеток, остатки которых были видны и в период пыления. В то же время на основании формы и размеров семенных и кроющих чешуй, географического

распространения пихта сибирская отнесена к наиболее молодому и прогрессивному виду секции *Sibiricae* (Маценко, 1964).

Пихта сибирская уникальна среди р. *Abies* – это единственный представитель, который имеет такой обширный ареал – около трети ареала рода, в границах которого он формирует климаксные, крайне устойчивые (в понимании Braun-Blanquet, 1964) биоценозы. Более того, это практически единственный представитель рода, широко распространенный в равнинных лесах и заходящий даже за Полярный круг – остальные виды преимущественно горные и теплолюбивые. Выживание пихты связывают с ее исключительной теневыносливостью (Горчаковский, 1954). Однако для распространения и процветания вида, на наш взгляд, было недостаточно таких биологических особенностей, как зимостойкость и теневыносливость, приобретенных в процессе адаптации к условиям холодного климата кайнозоя. Успешной конкуренции с эволюционно более молодыми и продвинутыми представителями бореальной флоры, безусловно, способствуют особенности ее репродуктивной биологии.

Для пихты сибирской характерно относительно позднее вступление в фазу семеношения. Показано, что в зависимости от типа леса и биоценотических условий, возраст может варьировать у деревьев от 22 до 105 лет (Каппер, 1954, Фалалеев, 1964, 1982, Мищенко, 1966, Нухимовская, 1971, Некрасова, Рябинков, 1978). По данным Т.П. Некрасовой и А.П. Рябинкова (1978), начало и длительность семеношения отдельных ветвей определяются высотой и диаметром деревьев. Как показали наши многолетние исследования, в низко- и среднегорных биоценозах Сибири начало семеношения у пихты наблюдается, как правило, только после 90 лет (выход дерева в основной полог), в разреженных субальпийских биоценозах – может случаться и раньше (у деревьев, продуцирующих шишки, насчитывалось иногда всего 20-25 мутовок). Во всех условиях произрастания женский генеративный ярус локализуется в верхней части кроны, количество шишек может лимитироваться его протяженностью– в оптимальных

лесорастительных условиях низко- и среднегорья ярус занимает до 3,5 м (как правило, 1,5-2,0 м). Ограниченность женского яруса компенсируется стабильностью семеношения и высокой семенной продуктивностью – в шишках может развиваться более 300 семян. Биоценотические исследования показывают, что естественное возобновление в пихтовых древостоях вполне удовлетворительное (Фалалеев, 1982, Крылов и др., 1986, Коновалова, Данилина, 2019).

Повышению эффективности функционирования генеративной системы способствует локализация стробилов в кроне. Строгая ярусность кроны по типам сексуализации – характерная особенность пихты сибирской. У некоторых растений, в т. ч. и представителей сем. *Pinaceae* (р. *Pinus* и *Picea*), иногда наблюдается реверсия половых и бесполых побегов, расположение генеративных ярусов в кроне может меняться в зависимости от погодных условий (Минина, 1952, Козубов, 1974). У пихты сибирской, как и было показано ранее (Некрасова, 1970, Минина, Третьякова, 1983), женские почки закладываются и развиваются исключительно в верхней части кроны, в тканях верхней стороны побега; мужские – ниже женского яруса (верхняя и средняя части кроны), в тканях нижней стороны; нижнюю часть кроны занимает вегетативный ярус. Градиент «сексуализации» характерен для некоторых представителей сем. *Pinaceae*, однако у пихты половые побеги разделены наиболее резко. Как показали наши многолетние исследования, функциональная переходная зона между мужским и женским ярусами у пихты ничтожно мала (занимает не более одной-двух мутовок). С увеличением возраста дерева мужские стробилы развиваются на побегах ветвей текущего года, при этом на приростах предыдущих лет у деревьев сохраняются стержни женских шишек. Таким образом, полярность кроны у пихты сибирской по типам побегов – достаточно жестко генетически закрепленный признак.

Дифференциация кроны на ярусы, возможно, обусловлена адаптацией вида к условиям существования. В горных системах в период пыления восходящие дневные воздушные потоки воздуха подхватывают и уносят

пыльцу вверх, где интенсивные ветра разносят ее на большие расстояния (Нестеров, 1908, Хромов, 1983) и откуда под действием силы тяжести (и ветра) она оседает на поверхность микропиле мегастробилов. В избыточно (и достаточно) влажных горных районах Сибири возможны затруднения с разлетом пыльцы, к тому же пыльцевые зерна у пихты сибирской крупные (и относительно «тяжелые»), что может ухудшить условия обмена генов. Очевидно, этим обусловлена высокая степень самоопыления, характерная для пихты сибирской (Плаксина, 1968). Анализ ферментных систем пихты сибирской выявил чрезвычайно низкий уровень ее аллозимного разнообразия (Семерикова, Семериков, 2006, 2007, Экарт, 2006), пониженную изменчивость и неравномерное частотное распределение хлоропластных гаплотипов (Семерикова, Семериков, 2014). В горах широко распространены восходящие потоки (Поликарпов и др., 1986). Локализация женских шишек в верхнем ярусе кроны, ортотропное расположение может увеличивать вероятность перекрестного опыления и, как следствие, повышению уровня генетического разнообразия популяций.

Рост и дифференциация растений определяются физиологическими процессами, состоянием особи, питательным статусом и в значительной степени регулируются фитогормонами, перемещение которых в растении характеризуется четко выраженной полярностью, определяемой такими факторами, как освещение и гравитация (Уоринг, Филипс, 1982, Heslop-Harrison, 1959). Важнейшим эндогенным механизмом регуляции роста и морфогенеза растений является гормональное взаимодействие доминирующих центров побега и корня, что определяет синтез и перераспределение гормонов (Полевой, 1989). Очевидно, что специфика генеративной ярусности кроны пихты и такие признаки, как дорсивентральность побегов и хвои, поддерживаются особенностями гормонального обмена. Ранее показано, что в тканях верхней стороны побега повышена концентрация ауксинов, нижней – гиббереллинов (Минина, Беляев, 1972); при геоиндукции побегов на 180º женские генеративные почки закладывались на физически верхней стороне и одновременно

наблюдались сдвиги в распределении фитогормонов (Минина, Третьякова, 1979).

Основой полярности растения и зародыша является распределение (вектор) силы тяжести на поверхности Земли или в ее непосредственной близости («гравитационное поле», «гравитационный вектор»). Живые организмы чувствительны к действию силы тяжести – физический импринт присутствует в каждом биологическом явлении. Растения сформировали тонкие механизмы контроля и коррекции положения тела относительно вектора силы тяжести, при этом ответные реакции на раздражение на клеточном уровне чрезвычайно чувствительны (Меркис, 1990, Plant gravitational., 1984, Таирбеков, 1997). Показано, что механизмы гравиоперцепции у растений основаны на электрокинетических явлениях в клетках и связаны с ионами кальция, переносом протонов и перемещением отрицательно заряженных амилопластов (Adam, 2002, Levi, 2003, Bérut et al., 2018). Благодаря этой связи возможно влияние силы тяжести на кинетику ферментов, мембранный потенциал, а также и на потоки фитогормонов и экспрессию генов (Mel, 1954). На примере выращенных в космосе растений показана роль гравитации в экспрессии генов, вовлеченных в производство и реконструкцию клеточных стенок (Kessler, Bier, 1977). Пихта сибирская оказалась крайне чувствительной к гравитационному вектору – резкая полярность определяет все процессы ее жизнедеятельности, морфологию побегов, морфоструктуру кроны, локализацию репродуктивных органов, потоки жизненнонеобходимых и питательных веществ. При этом реакция особи на действие гравитации определяется, очевидно, внутренним состоянием организма (Минина, Третьякова, 1983).

Морфогенез и развитие многоклеточных организмов остаются одной из сложнейших проблем в биологии. Морфогенетические процессы растений определяются как физиологическим состоянием особи в онтогенезе, так и взаимодействием генотипа с условиями развития (Уоринг, Филипс, 1984, Coulter, Chamberlain, 1907, Barthelemy, Caraglio, 2007, Gottardini, Cristofolini,

2016). К изменениям морфологии растений могут привести нарушения метаболизма. В условиях стресса у растений происходят изменения содержания и нарушения градиентов кальция, играющего важную роль в гравиоперцепции (Бажина, 2018, Slocum, Roux, 1983, Plant gravitational., 1984). При нарушении гомеостаза дерева, независимо от триггерных факторов, изменяются физиологические процессы и физические свойства тканей и клеток, что ослабляет способность деревьев сопротивляться действию силы тяжести. У деревьев пихты утрата плагиотропизма ветвей первого порядка в «мужском» генеративном и вегетативном ярусах отмечена не только у усыхающих деревьев в нарушенных лесных экосистемах, но также у пораженных раком и старшего возраста. Вероятно, при стрессе происходят нарушения формирования «креневой» древесины, поддерживающей угол прикрепления ветвей к стволу. В то же время ориентация побегов женского яруса сохраняется, нарушений формирования мегастробилов не отмечено практически до полного усыхания вершины. Было бы крайне интересно определить механизмы, ответственные за гравиориентацию «скелетных» ветвей пихты сибирской.

Особенности биологии пихты отражаются не только в организации кроны (ярусности), но и в морфологии (и физиологии) побегов и хвои «генеративных» и «вегетативного» ярусов. Абсолютные морфологические и анатомические показатели побегов (и хвои) побегов «женской сексуализации», очевидно, обусловлены их функциональной ролью – питание значительного количества (несколько десятков в урожайные годы) довольно крупных шишек. У здоровых деревьев пихты в оптимальных условиях произрастания выявлено наличие акропетальных градиентов азота, серы, магния. Мы полагаем, что распределение элементов является специфичным для вида вследствие особенностей структуры и строения кроны. Состав и распределение веществ (и отдельных элементов) между органами и частями растений определяется генетически, в зависимости от условий питания, возраста и способности к адаптации (Некрасова, 1973, Стаканов, 1990, Второва, Холопова, 2010).

Развитие, функционирование и регуляция живой системы осуществляются путем изменения ее макроструктуры, динамику определяет непостоянство ее состава (Сабинин, 1940, Судачкова, 1984, Шуляковская, Успенская, 1992). Базипетальные и акропетальные градиенты веществ определяются питательным статусом деревьев (и побегов) (Ильина, 1987, Тулус, Тамм, 1990, Mead, 1984, Finer, 1994, Poorter et al., 2003).

Градиенты веществ у пихты сибирской обеспечивают преимущества в питании побегов «женского» яруса, где при формировании генеративного аппарата идет синтез различных веществ, в том числе и ферментов, регулирующих активность обменных процессов, активный органо- и гистогенез (McDowell et al., 2000). Однако наши исследования показали, что акропетальные градиенты веществ у пихты сибирской наблюдаются только в ненарушенных древостоях.

Растения достаточно консервативны в сохранении элементного состава вещества, сбалансированность которого является необходимым условием нормального роста и развития (Сабинин, 1940, Каббата-Пендиас, Пендиас, 1989, Ильин, 2012). Виды р. *Abies* характеризуются высоким, очевидно, достаточным для формирования белков соотношением S/N(0,08-0,11) (Radwan et al., 1989). Резкое снижение содержания азота (основного элемента питания), цинка в побегах женской сексуализации у усыхающих деревьев в нарушенных горных биоценозах (Восточный Саян)–может быть вызвано дефицитом их в связи с активной утилизацией репродуктивными структурами и нарушением корне-листовых взаимодействий (Судачкова, 1984, McDowell et al., 2000). Изменение баланса элементного состава хвои пихты в поврежденных биоценозах свидетельствует о нарушении транспорта и утилизации питательных веществ.

Организм – целостная система (Шмальгаузен, 1968). Усиленный рост и органогенез побегов женского яруса обеспечиваются притоком значительного количества питательных веществ, тогда как побеги мужского генеративного яруса могут испытывать их недостаток. Этому способствует и интенсивный

органогенез в весенний период (при микроспорогенезе и мегаспорогенезе), когда резко возрастают потребности в структурных и питательных веществах. В хвое побегов «мужского» яруса наблюдается резкое падение уровня белкового азота, увеличение соотношения сера/азот (до 0,11-0,13), накопление азота в минеральной форме, что свидетельствует о нарушении синтеза органических веществ, снижении процессов роста. Аналогичные изменения выявлены для магния, марганца, цинка и калия, хотя распределение отдельных элементов сильно меняется в зависимости от условий произрастания. Вероятно, увеличение содержания магния, марганца, цинка и кальция в хвое «мужских» побегов деревьев, растущих в условиях стресса (усыхающие и загрязненные биоценозы Восточного Саяна), определяется нарушениями ростовых процессов. Показано, что при достаточном количестве минеральных веществ в почве поступление их в растения не зависит от процессов роста, вследствие чего при снижении его интенсивности элементы накапливаются в тканях (Судачкова, 1984). Трансформация метаболизма определяет нарушения гомеостаза и продукционных процессов деревьев. Очевидно, особенности строения кроны и градиентов веществ обусловливают специфический характер усыхания пихты сибирской, приуроченный к побегам мужского генеративного яруса.

Все жизненные функции организма тесно связаны между собой, и лишь размножение по своему биологическому значению существенно отличается, поскольку – это увеличение численности особей – «рост за пределами собственной индивидуальности» (Бэр, 1866). Изучение сопряженности развития микростробилов, семязачатка и семени в динамике позволяет выявить морфогенетические корреляции, обуславливающие специфический характер их формирования и способствующие выживанию вида (Эмбриология., 2000). Отрыв от материнского растения (споры, пыльца) резко повышает вероятность повреждения внешними факторами; однако повреждение мужских гамет происходит еще в период их развития на материнском спорофите – при мейозе, споро- и гаметогенезе (Герасимова-

Навашина, 1968, Chandler, Mavrodineanu, 1965, Chira, 1972). У пихты сибирской, как у многих видов растений (Буторина и др., 1989, Третьякова, 1990, Осколков, Воронин, 2004, Калашник и др., 2008, Макогон, Коршиков, 2012, Бажина, Аминев, 2012, Bazhina, 2019, Бажина, 2023), повреждения мужских генеративных органов происходят на всех этапах развития – аберрации наблюдаются в период развития почек, при микроспоро- и гаметогенезе, формировании пыльцевых зерен, снижаются функциональные свойства (жизнеспособность и качество) пыльцы.

В литературе неоднократно указывалось на низкое качество семян у пихты сибирской, которое объясняется недостатком пыльцы, продуцируемой деревьями данного вида (Березин, 1962, Некрасова, 1962, Ахметова, 1963, Мищенко, 1966, Плаксина, 1968, Краснобаева, 1971, Третьякова, Бажина, 1994, 1996, Бажина, 1997, 1998). В то же время показано (Некрасова, Рябинков, 1978), что размеры пыльцевых зерен у пихты сибирской гораздо крупнее, чем у других представителей семейства *Pinaceae*, и пыльца, как правило, обладает высокой жизнеспособностью и фертильностью. Однако, как показали исследования, в условиях экологического стресса качество пыльцы пихты сибирской резко падает: уменьшаются размеры, изменяется биохимический состав – отмечено накопление фенольных соединений, углеводов, изменения аминокислотного состава, активности фитогормонов, прорастание *in vitro* (что в определенной степени свидетельствует о качестве пыльцы) (Mejnartowitz, Lewandowski, 1985, Третьякова, Бажина, 1994, 1999, Третьякова и др., 1996, 2003, Бажина, 1998, 2001, Bazhina, 2015). Увеличение уровня структурных нарушений – аберрации и остановка развития пыльцы наблюдаются в интродукционных популяциях и при температурных экстремумах (заморозках), в высокогорье (Bazhina, 2014a, Bazhina et al., 2011). В то же время при загрязнении либо при повреждении фитопатогенами, чаще наблюдается снижение прорастания в пробах *in vitro* и изменения состава пыльцевых зерен (Бажина, 2005, 2009).

Низкая жизнеспособность либо недостаток пыльцы, особенно в верхних частях горных систем, обусловливают высокую стерильность семян пихты. В качестве основных причин формирования пустых семян у хвойных рассматриваются: отсутствие оплодотворения вследствие недостаточного опыления при неблагоприятных погодных условиях, стерильность гамет, недоразвитие семяпочек, самоопыление, эмбриональная летальность, повреждение насекомыми (Sarvas, 1955, 1957, Andersson, 1965, Плаксина, 1968). Наши исследования показали, что в верхних частях гор Южной Сибири у пихты преобладают пустые семена (результат недоопыления или низкого качества пыльцы). В низкогорных и большинстве среднегорных районов (до 800-900 м над ур. м.) большая часть семян повреждается конобионтами – преимущественно специализированным пихтовым семяедом р. *Megastigmus (M. specularis* Walley, *Hymenoptera, Torymidae*), а в лесных экосистемах хребта Хамар-Дабан и *M. strobilobius* Ratz. (Голутвина и др., 1972). В отдельных древостоях семяед может уничтожать до 67,9% семян; если бы не было изъятия семян мегастигмусом, то на фоне других экологических факторов доля жизнеспособных семян в низко- и среднегорье Восточного Саяна могла бы составлять 70,4-81,1%, а на высотах выше 640 м над ур. м. – от 41,1-78,1%.

Ранее предполагалось, что численность семяеда до некоторой степени зависит от количества полнозернистых семян в насаждении (Белова, Бажина, 2003). Однако в настоящих исследованиях выявлены интересные механизмы взаимодействия паразит-хозяин: при наличии личинки (яйца) даже в неоплодотворенных семяпочках деструкции ЯК не происходит, вокруг семяеда концентрируются питательные вещества (углеводы), клетки женского гаметофита функционируют, не проявляя признаков деградации вплоть до полной утилизации их личинкой. Аналогичное предотвращение абортации неоплодотворенных женских гаметофитов при повреждении семяедами показано в работах P. von Andercas с соавторами (2005). Таким образом, можно заключить, что полнозернистость семян у пихты сибирской не является фактором регуляции численности семяедов.

Проведенные исследования позволяют заключить, что в горных древостоях Сибири лимитирующими семеношение пихты сибирской факторами являются повреждения конобионтами р. *Megastigmus* (низко- и среднегорье) и недостаток либо недостаток/низкое качество пыльцы (субальпийские биоценозы). Определенное влияние могут оказывать и нарушения процессов половой репродукции, наблюдающиеся в связи с интенсивным усыханием деревьев. В частности, показано, что количество всходов и самосева в усыхающих темнохвойных древостоях хр. Хамар-Дабан снижается до 200-400шт/га, возобновление осуществляется за счет подроста старших возрастов (Воронин, 1989).

Причины многолетнего усыхания деревьев пихты сибирской, наблюдающегося в последние десятилетия в горных лесах Сибири, до настоящего времени не установлены (Яновский, 1986, Воронин, 1989, Алексеев, 1999, Алексеев, Шабунин, 2000, Бажина, Третьякова, 2001, Бажина, 2017, 2018а, б, 2020). Нарушения проявляются на всех уровнях организации – от клеточного до биоценотического (Вернадский, 1968). Однако наиболее заметны – изменения крон деревьев, что позволяет использовать морфологию древесных растений при оценке их жизненного состояния (Алексеев, 1989, Oldemann, 1990, Roloff, 2001, Korol, Gadow, 2019). Ослабленные деревья пихты сибирской становятся объектами нападения энтомовредителей и болезней – ржавчинным раком (*Melampsorella cerastii* Wint.) и *P. proximus*, *M. urussovii* – повсеместно, побеговым раком (*Durandiella sibirica* Chabounine) – в горах Кузнецкого Алатау. Усыхание пихты сибирской началось в горных экосистемах хр.Хамар-Дабан в начале 1960-х гг.; в течение XX столетия массовые повреждения зафиксированы в 1971-1973 и в 1981-1983гг. (Воронин, 1989, Бажина, 2018). В древостоях хр. Кулумыс и Ойский (Западный Саян) усыхание началось несколько позже – волны повреждения отмечены в 1978-82, 1989, 1994-1996 и 1999гг. В среднегорье Восточного Саяна повреждение шло достаточно неравномерно, отдельные деревья усыхают с 1973–1974, 1978, 1982-1985, 1991-1993, 1998-1999 гг. Начало массового

повреждения пихты сибирской в западной части гор Южной Сибири приурочено к 1991 и 1999гг. (Кузнецкий Алатау), в горах Северо-восточного Алтая – к 2003-2004гг. Необходимо отметить, что в отдельные годы/периоды (1973, 1978, 1982-1983 и 1998-1999гг.) усыхание наблюдалось одновременно во всех или в нескольких горных системах, что свидетельствует о масштабном (региональном) триггерном факторе, вызывающем это явление.

Жизненное состояние темнохвойных горных лесных древостоев в различных биогеографических районах гор Южной Сибири варьирует в зависимости от высоты произрастания и экспозиции макросклонов. Анализ пространственного распределения усыхающих древостоев показал, что до инвазии *P. proximus* усыхание пихтовых древостоев было приурочено преимущественно к среднегорным и частично высокогорным ярусам рельефа (таблица 3.1). Масштабные повреждения наблюдались в высотной полосе 700-1200 м над ур. м., максимальные – на 700-900 м над ур. м. Эта зона в горах Южной Сибири практически совпадает с границами избыточно влажного ВПК (Поликарпов и др., 1986). В нижней части гор (300-500 м над ур. м.), как и на верхней границе леса, в субальпийских поясах южного макросклона и перевала Западного Саяна (1150-1500 м над ур. м.) и склонах восточных экспозиций северо-восточного Алтая (1800-2000 м над ур. м.) массового усыхания деревьев пихты не наблюдалось. Существенное снижение устойчивости низкогорных древостоев было отмечено только на границе с г. Красноярском (отроги Восточного Саяна, 640-650 м ур. м., долина р. Б. Сынжул), где усыхали преимущественно средневозрастные деревья с диаметром на 1,3м – 16-20см. Древостои, растущие на этих же высотных уровнях в горах Восточного Саяна (Джебский перевал, высота 600--830 м над ур. м.), Енисейского кряжа (более 600 м над ур. м.), на перевале и южном макросклоне Западного Саяна (880-1200м над ур. м, хр. Ойский, Арадан), относятся к классу здоровых. Доля деревьев, усыхающих по специфическому для пихты сибирской «подверхушечному» типу в них не превышает 4%, и это, в основном, деревья старшего возраста, как правило, в значительной степени пораженные раком.

Виды рода *Abies* являются своеобразными индикаторами нарушения гомеостаза лесных экосистем, о чем свидетельствует интенсивное усыхание в Восточных Гималаях, Центральной Европе, Северной Америке, на Дальнем Востоке России (Манько, Гладкова, 1995, 1999, 2001, Forest decline., 1993). Усыхание в этих лесных экосистемах объясняется недостаточной влагообеспеченностью (Манько, Гладкова, 1995, 1997, 2001, Donaubauer, 1993). Усыхание темнохвойных древостоев Сибири (хр. Хамар-Дабан) первоначально связывали с индустриальным загрязнением атмосферы (Поликарпов и др., 1986, Михайлова, Воронин, 1988, Карбаинов, 1993, Павлов, 1995, Галазий, Моложников, 1995, Бажина, 1997). Загрязнение вызывает серьезное нарушение функций ассимиляционного аппарата, даже небольшие концентрации поллютантов активизируют темновое дыхание хвойных, угнетают фотосинтез растений (Katainen et al., 1987, Барахтенова, 1992, Кабияйнен и др., 1998). В горах Хамар-Дабана отмечено развитие системного ослабления деревьев на фоне накопления в их тканях промышленных эмиссий, хотя непосредственной причиной пожелтения стали, очевидно, массовые грибные эпифитотии: атмосферное загрязнение способствовало массовому поражению деревьев микромицетами *Rhizosphera pini* (Corda) Maubl., *Lachnella pini* (Brunch.) Dennis, *Melampsorella caryophyllacearum* и рядом других видов (Плешанов, Морозова, 2009). Наибольшее ослабление древостоев совпало с максимальным объемом выбросов Байкальского ЦБК (30 тыс. т/год), в периоды снижения токсической нагрузки активность эпифитотий резко упала.

Усыхание пихты сибирской наблюдается практически во всех частях гор Южной Сибири. В настоящее время выдвинут ряд гипотез о причинах столь массового повреждения – возрастная динамика древостоев, атмосферные засухи, неблагоприятные почвенные условия, атмосферное загрязнение, повреждения энтомовредителями и фитопатогенами (Галазий, Моложников, 1982, Михайлова, Воронин, 1988, Воронин, 1989, 2005, Павлов и др., 2008, 2020, Баранчиков, 2013, 2015, Воронин и др., 2013, Кривец и др., 2015, Зуев и

др., 2017, Petrov et al., 2019). Основываясь на позитивных корреляциях уменьшения ширины древесного кольца с водным стрессом, выраженным показателем SPEI (Vicente-Serrano et al., 2013), ряд исследователей (Kharuk et al., 2017-2022, Petrov et al., 2019) связывают усыхание пихтово-кедровых древостоев хр. Хамар-Дабан, Западного и Восточного Саян с аридизацией климата, т.к. обезвоживание тканей может быть причиной гибели деревьев (Körner, 2015). Известно, что чувствительность лесных древесных видов к аридизации климата различается в зависимости от биома (Vicente-Serrano et al., 2013, Batllori et al., 2020). Иногда даже инструментально зафиксированные засухи не приводят к серьезным последствиям для деревьев и экосистем, в целом (Fajardo, Piper, 2021). Кроме того, в долгосрочной перспективе древесные могут акклиматизироваться за счет уменьшения размера кроны и связанной с этим площади заболони (Zweifei et al., 2020). Вполне возможно, что специфический тип усыхания пихты сибирской является одним из проявлений подобной адаптации – уменьшение поверхности кроны происходит за счет побегов мужского генеративного яруса, т.е. дерево жертвует частью менее значимой частью кроны, тогда как женский генеративный ярус гораздо меньшей протяженности продуцирует семена, а также активно фотосинтезирующий вегетативный, функционируют десятки лет после начала усыхания дерева. Таким образом, деревья минимизируют потери, связанные с нарушениями гомеостаза. Однако этот вопрос требует дальнейших исследований.

В горных экосистемах системообразующими факторами, определяющими состав, высотно-поясные категории и продуктивность растительности являются тепло- и влагообеспеченность местообитаний, и различия в их соотношении (Поликарпов и др., 1986). Можно предположить, что феномен снижения индекса ЖС древостоев на подветренных склонах восточных экспозиций северо-восточного Алтая может быть вызван дефицитом атмосферной влаги вследствие высокой повторяемости фенов (до 150 дн/год) на Телецком оз. (Хромов, 1983), что обусловливает увеличение

температуры и вполне ощутимое снижение влажности в нижних частях подветренных склонов. В то же время среднегорные пояса, к которым приурочены усыхающие биоценозы, относятся к достаточно и избыточно влажным, здесь наблюдается наиболее благоприятный для пихты сибирской баланс тепла и влаги (Поликарпов и др., 1986, Tchebakova et al., 2009). Годовой индекс увлажнения AMI (рисунок 8.1), лимитирующий ареал темнохвойных видов, никогда не достигал значений, критических для существования пихты (AMI>2.25), а 1-2-летние флуктуации не могут вызвать усыхания (Бажина и др., 2020).

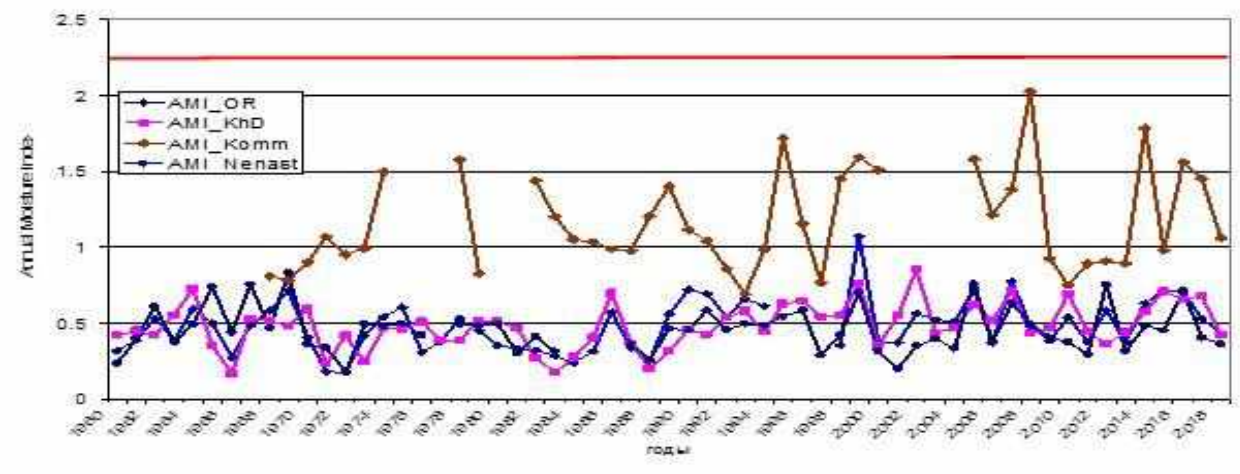


Рисунок 8.1 - Динамика индекса увлажнения AMI для метеостанций Хамар-Дабан, Оленья Речка, Ненастная, Коммунар. AMI = 2.25 – нижний/южный предел ареала темнохвойных видов.

Вполне возможно, что потепление климата, отмечаемое в последние десятилетия и прогнозируемое к концу века, в сочетании с достаточным увлажнением средне- и высокогорий горных систем Южной Сибири могло бы способствовать дальнейшему укреплению позиций вида, как это наблюдалось до инвазии полиграфа (Кольцова, 1980, Коновалова, Данилина, 2003). Как показали настоящие исследования, периоды усыхания пихты сибирской отмечаются в годы с достаточным увлажнением (AMI – 0,2-0,7), т.е. не связаны с водным стрессом. Сопоставление динамики повреждения древостоев с динамикой индекса сухости, рассчитанного для 9 метеостанций в пределах территории исследований (Чебакова и др., 2022, Tchebakova et al.,

2022), с учетом классификации SPEI < –1.5 сухой год/ SPEI>1,5 влажный год), показало, что периоды усыхания неоднозначно связаны с условиями увлажнения: иногда – действительно, с сухими годами, но чаще с достаточным увлажнением. Таким образом, динамика повреждения деревьев, как и характер распределения усыхающих древостоев (преимущественно избыточно влажные горные районы) свидетельствует не в пользу климатогенной гипотезы усыхания.

Негативным последствием потепления климата, оказывающим влияние на пихту сибирскую, могут являться ранневесенние оттепели. В последние годы в связи с потеплением климата отмечены сдвиги в фенологии микроспорогенеза у *P. sylvestris* (Носкова, 2004). При переходе растений к состоянию зимнего покоя в их тканях наблюдается ряд важнейших изменений, обеспечивающих их выживание в жестких условиях зимой (Пахарькова, Григорьев, 2001). Данные диагностики физиологического состояния хвойных растений – ТИНУФ, который используется учеными и экологами для хвои пихты свидетельствуют о том, что она не имеет глубокого зимнего покоя, только вынужденный (Третьякова и др., 2008). Неполный уход в покой деревьев из районов с высоким уровнем техногенного загрязнения вызывает водный дефицит и сильные повреждения в зимний период (Григорьев, Пахарькова, 2001). В горах Южной Сибири различия северных и южных склонов по тепло- и влагообеспеченности настолько велики, что определяют резкие изменения типов растительности (в умеренно влажных районах)-либо продуктивность и группы типов леса (во влажных районах). На южных склонах большая часть радиационного баланса расходуется на нагревание подстилающей поверхности, тогда как северные склоны и горизонтальная поверхность прогреваются меньше, а основная часть тепла расходуется на испарение. Возможно, отсутствие глубокого зимнего покоя приводит к обезвоживанию и усыханию деревьев пихты вследствие потери влаги при транспирации во время преждевременного выхода из состояния покоя при

ранневесенних оттепелях, когда поступление воды через корневые системы еще отсутствует.

Виды р. *Abies* весьма чувствительны к техногенному загрязнению (Антипов, Болотов, 1977, Wiedemann, 1927, Fernandez, 1986). Оценка состояния деревьев пихты в условиях городской среды (Собчак и др., 2004) показала наличие как явных, так и скрытых повреждений хвои, нарушение функционирования фотосинтетического аппарата. Отмечено снижение размеров и количества хлоропластов, уменьшение содержания хлорофиллов и каротиноидов, пониженная (до 60%) интенсивность темнового дыхания, дефолиация хвои, уменьшение толщины кутикулы, эпидермы, эндодермы. Наблюдаемые изменения в структуре и функциях приводят к замедлению ростовых процессов, угнетению растений. Учитывая повышенную чувствительность видов р. *Abies* к загрязнению, можно предположить, что нарушение гомеостаза и усыхание деревьев пихты в горных системах Сибири вызывают токсиканты, накопленные в осадках, в т. ч. и приносимые воздушными массами западным переносом от Атлантики и проходящими вдоль населенных/промышленных территорий Европы и Азии в широтной полосе 50-56° с. ш. Анализ климатических особенностей горных систем Южной Сибири позволил Н. П. Поликарпову с соавторами еще в 1986 г. дать прогноз динамики повреждения лесов техногенными эмиссиями: в связи с особенностями переноса воздушных масс и перехвата осадков горами концентрированного осаждения техногенных выбросов следует ожидать в верхних частях горных систем, в высотной полосе 800-1200 м над уровнем моря. Лихеноиндикационные исследования в лесных экосистемах Восточного и Западного Саян (Коловский, Бучельников, 2001, Otnyukova, 2007) также свидетельствуют о повышении уровня загрязнения даже в ненарушенных лесных экосистемах.

В горных экосистемах распределение фитотоксических нагрузок достаточно специфично и определяется рельефом, для выявления загрязнения используются количественные показатели элементного состава

ассимиляционной массы (Войников и др., 2008). Содержание элементов (в том числе и техногенных) в хвое как здоровых, так и больных деревьев пихты древостоев гор Южной Сибири ниже порога токсичности (Санина, 2004, Бажина 2017, 2018а, б, Бажина и др., 2013, Ковальский, 1974, Кабата-Пендиас, Пендиас, 1989). Для сохранения метаболически благоприятных концентраций химических элементов у растений работает защитная система, направленная на поддержание гомеостаза: адсорбция ионов клеточными стенками, репарация поврежденных структур, хелатирование и комплексирование избыточных ионов органическими кислотами, пептидами, белками для уменьшения их подвижности и активности, перемещение ионов в вакуоль (Серегин, Кожевникова, 2006, Кузнецов, Дмитриева, 2005). Система дает сбой лишь при значительном поступлении химических элементов либо ослаблении деревьев в результате стрессов, и токсиканты начинают накапливаться в метаболитических центрах, тормозя и нарушая обмен веществ и продукционный процесс, вызывая трансформацию соотношений биофильных и техногенных элементов. Даже незначительное увеличение содержания таких высокотоксичных для растений элементов, как фтор, сера, тяжелые металлы, вызывает существенные нарушения метаболизма, приводящие к снижению устойчивости и роста растений, величины и качества урожая семян (Черненькова, 2004, Ильин, 2005, Михайлова и др., 2010, Camerlynck, Kiekens, 1986). Вследствие увеличения концентраций токсичных элементов в клетке нарушаются физиологические процессы, ферментативная активность, структура ДНК, клеточные мембраны, увеличивается сорбционное поглощение листовой поверхностью (Черненькова, 2004, Серегин, Кожевникова, 2006, Nies, 1999, Tyler et al., 1989, Mahovska, 2001).

В усыхающих древостоях в хвое пихты наблюдаются изменения рядов накопления и соотношений биофильных и токсичных элементов, появляется крайне токсичный для живых организмов фтор. Вероятно, эти изменения определяются нарушениями метаболизма и вызывают у деревьев пихты, крайне чувствительной к загрязнению, несбалансированные взаимодействия и

химические стрессы даже при низком уровне загрязнения (Антипов, Болотов, 1977, Третьякова и др., 1996, Кайбияйнен и др., 1998, Бажина, 2018). Изменение рядов накопления и соотношений биофильных/техногенных элементов у деревьев пихты свидетельствует о сбое защитных систем (Санина и др., 2004, Schleppi et al., 2000). Экспериментальные исследования показали, что у здоровых деревьев сосны и ели поглощение свинца и кадмия происходит через корневую систему (до 60-70% металлов аккумулируется в корнях), угнетенные и больные особи могут накапливать токсиканты и в листьях (Wawrik, 1986). Возможно, поэтому накопление токсичных элементов в хвое пихты наблюдается выборочно, лишь в ослабленных древостоях.

В качестве возможной причины повреждения темнохвойных древостоев в горных экосистемах Сибири предполагается также уменьшение уровня озона (Зуев и др., 2017, Короткова, 2017). Характер некрозов хвои пихты сибирской подтверждает, что повреждения могут быть вызваны в том числе и озоном (Бажина, Седаева, 2002). Вместе с тем регистрация содержания озона над данным экорегионом организована только с 1974 г.; резких и продолжительных снижений его содержания либо уменьшений, совпадающих с периодами усыхания пихты сибирской, в этот период не наблюдалось (Бажина и др., 2020).

Нарушение гомеостаза и усыхание деревьев обусловливают нарушения процессов половой репродукции. Сведения об особенностях генеративных процессов у видов р. *Abies* либо о естественном возобновлении в нарушенных экосистемах весьма ограничены (Воронин, 1989). Наши исследования показали, что усыхание пихты сибирской сопровождается нарушением процессов половой репродукции, снижением качества семян. В условиях экологического стресса (загрязнение, усыхание, интродукция) у пихты наблюдаются нарушения развития микроспороцитов, снижение качества пыльцы. В интродукционной популяции (Дендрарий, саженцы из Западной Сибири, г. Барнаул) мейотические деления начинались при меньшей (по сравнению с естественными популяциями) сумме эффективных температур ($t \geq$

5° С), растягивались до двух недель, что может быть обусловлено локальными различиями в экологических условиях либо акклиматизационным стрессом. Радиационный и тепловой режим леса и города значительно различаются: территория города нагревается сильнее, деревья в коллекции Института произрастают на открытом газоне, что способствует раннему началу развития вследствие интенсивного прогревания (Хромов, 1983).

Реакция, очевидно, видоспецифична – у другого темнохвойного вида – *Picea obovata* (и некоторых других видов р. *Picea*) мужские генеративные структуры при интродукции характеризуются высокой пластичностью и устойчивостью (гл. 4, Бажина и др., 2019, 2020а, б, Бажина, Седаева, 2017). Мейотические деления у ели также наблюдались несколько дольше, чем в естественных популяциях в окрестностях г. Красноярска (1-5 суток), однако проходили более динамично, чем у пихты, что, очевидно, и обусловило довольно низкое число аномальных микроспороцитов и достаточно узкий спектр нарушений. Быстрое прохождение мейоза у ели снижает вероятность повреждения микроспороцитов низкими температурами (поздневесенними заморозками), часто случающимися в условиях континентального климата Сибири. Высокий адаптивный потенциал ели сибирской проявляется и в функциональных свойствах пыльцы (Бажина и др., 2019) – качество ее, в отличие от пихты сибирской, достаточно высокое не только в оптимальных условиях произрастания, но также в условиях дендрария Института леса (акклиматизационный стресс) и при загрязнении (долина р. Базаиха, граница с г. Красноярском) (Бажина, Седаева, 2023). Несмотря на снижение в условиях загрязнения числа проросших ПЗ (у отдельных деревьев достаточно резкое), подавляющее большинство ПЗ ели сибирской дают положительную реакцию на крахмал, пыльцевые трубки при проращивании *in vitro* – значительно превышают диаметр ПЗ. Очевидно, высокая адаптивная способность репродуктивной системы характерна для всего р. *Picea*. Удовлетворительное качество пыльцы в условиях Сибири (Дендрарий Института леса, Погорельский ОЭП) наблюдалось не только у привезенных с Алтая деревьев ели сибирской,

но также и у североамериканских (*Picea mariana* B.S.P. и *P. pungens* Engelm.), азиатского (*P. glehnii* (F. Schmidt) Mast.) и европейского (*P. abies* (L.) H. Karst.) видов. Прорастание ПЗ было стабильно высоким (за исключением *P. abies*) (Бажина, Седаева, 2017).

Таким образом, можно заключить, что снижение жизнеспособности пыльцы пихты сибирской в условиях стресса видоспецифично и обусловлено, очевидно, уязвимостью мужских генеративных структур данного вида к различного рода негативным воздействиям.

Уязвимость мужских генеративных структур у пихты компенсируется количеством гамет и функционированием женской генеративной системы. Несмотря на нарушения формирования, семенная продуктивность шишек пихты, практически максимальная среди хвойных видов (Третьякова, Бажина, 1996, Бажина, 1998, 2001), остается чрезвычайно высокой. В урожайные годы на дереве может формироваться более 120 шишек и более 300 семян в каждой. Абсолютного отсутствия семян у пихты сибирской не наблюдалось, несколько шишек на дереве, как правило, формируется и в неурожайные годы, что, очевидно, лежит в основе разновозрастности пихтовых древостоев. Семенная продуктивность и число шишек практически не уменьшаются и при системном поражении дерева ржавчинным раком (Бажина, Аминев, 2007). Таким образом, нарушения формирования семян пихты сибирской и изъятие энтомовредителями компенсируются высокой семенной продуктивностью шишек, а также стабильностью (непрерывностью) семеношения.

О пластичности вида свидетельствует и высокая степень многовариантности развития – на верхней границе леса на Алтае у пихты описаны приземистые кустарниковидные формы, имеющие короткую хвою и мелкие шишки, а также стланиковая форма – в Западно-Сибирской низменности (Поляков, 1931, Крылов, Крылов, 1969, Herman, Sultan, 2011). Мелкая высокогорная форма деревьев (имеющая один основной ортотропный ствол, а шишки длиной не более 2-5см) распространена в субальпийских поясах гор Южной Сибири, а на верхней границе леса в высокогорьях хр. Хамар-

Дабана широко распространен и пихтовый стланик (кустарниковая форма, не имеющая ортотропного ствола). Однако формирование генеративных органов на стланиковой форме у пихты не отмечено. Нами описано (впервые для вида) и вегетативное возобновление пихты отводками ветвей вываленных деревьев.

Для каждой биосистемы есть предел устойчивости, после которого нарушения физиологических и морфогенетических процессов приводят к отказу системы надежности организмов и происходят лавинообразные нарушения (Гродзинский, 1983). Для пихты сибирской этот предел, очевидно, еще не пройден, функционирование репродуктивной системы успешно компенсирует наблюдающиеся нарушения, существование вида достаточно стабильно, а вследствие увлажнения и потепления климата наблюдается расширение высотных пределов распространения пихты (Власенко, 2003, Коновалова и др., 2019, Tchebakova et al., 2022). Удовлетворительное естественное возобновление пихты сибирской наблюдалось даже в усыхающих лесных экосистемах Южного Кузбасса (Горная Шория) в непосредственной близости от крупного промышленного центра – г.Новокузнецка (63 км к югу); количество благонадежного подроста здесь составляет более 1000 экз./га (Дворецкая, 2013). Тем не менее, как показали настоящие исследования, в случае резких изменений среды (климатические флуктуации, загрязнение) может наступить истощение функциональных возможностей и декомпенсация репродуктивной системы, что приведет к нарушению лесовозобновительных процессов, как это происходит в горах Хамар-Дабана, и к снижению генетического разнообразия вида в горных системах Южной Сибири. Снижение качества пыльцы обедняет и без того низкий генетический пул вида (Экарт, 2006, Семерикова, Семериков, 2006, 2019).

Таким образом, резкие колебания экологических факторов, все возрастающее антропогенное загрязнение среды, масштабы которого в Сибири уже приняли катастрофический характер (KnaBe, 1976, Воронин, 1989, Алексеев, 1999, Настоящее и., 2001, Kirdyanov et al., 2020), могут привести к затруднению процессов семеношения пихты. Стерильность семян пихты в отдельных горных

системах в неблагоприятные по погодным условиям годы достигает 100% (Третьякова, Бажина, 1996, Бажина, 1998), в отдельных экосистемах наблюдается затруднение процессов естественного возобновления (Воронин, 1989, Бажина, Аминев, 2007). В совокупности с современным уничтожением древостоев полиграфом это приведет к катастрофическому снижению генетического разнообразия вида в горных системах Южной Сибири; возможно, восстановление древостоев будет проходить через смену лесообразующих видов. В этих условиях устойчивость существования пихты в горах Южной Сибири будет определяться системой надежности репродуктивных процессов (непрерывность семеношения, количество и высокая семенная продуктивность шишек, полиэмбриония семян, вегетативная репродукция отводками и укоренением «скелетных» ветвей) и подростом, имеющимся в биоценозах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования состояния пихты сибирской в разновысотных горных древостоях и особенностей репродуктивных процессов, определяющих ее выживание в резких градиентах среды, демонстрируют экологическую надежность репродуктивной системы вида, необходимую для поддержания биоразнообразия и экологических функций горных лесов. Ответные реакции репродуктивной системы деревьев на действие стресс-факторов (в т. ч. технологических процессов) выявили критические периоды и уязвимости в репродуктивной биологии вида, что важно для разработки региональных программ сохранения и восстановления темнохвойных лесов. Проведенные исследования позволили сделать следующие выводы:

Состояние темнохвойных древостоев в горных районах Сибири варьировало в зависимости от абсолютной высоты и экспозиции склонов; большая часть низкогорных и высокогорные, субальпийские древостои Восточного Саяна, северо-восточного Алтая характеризовались как здоровые, устойчивые. Снижение индекса жизненного состояния древостоев наблюдалось в среднегорье северного макросклона Западного Саяна, пригородных древостоях Восточного Саяна (680-850 м над у. м.), восточных и западных склонах Кузнецкого Алатау, в высокогорье Хамар-Дабана и некоторых древостоях северо-восточного Алтая (1100-1900 м над ур. м.), где лесорастительные условия по соотношению тепло/влага оптимальны для вида.

Периоды усыхания пихты сибирской в экосистемах Восточного Саяна, Хамар-Дабана, Кузнецкого Алатау связаны с достаточным увлажнением (AMI $\leq 2{,}25$, SPEI $\geq 1{,}5$).

Крона пихты сибирской за исключением самых верхних субальпийских поясов горных систем, узкопирамидальная, дифференцирована на генеративные и вегетативный ярусы. На морфоструктуру кроны влияют экологические условия: нарушение состояния и усыхание деревьев приводит к утрате плагиотропизма и способности ветвей к сопротивлению гравитации.

Побеги пихты сибирской, несущие генеративные структуры и вегетативные дифференцированы по морфолого-анатомическим показателям и содержанию химических элементов,

Элементный состав хвои несколько варьирует в зависимости от состояния деревьев, условий произрастания (при загрязнении).

Динамика развития пыльцы, семяпочек и семян определяется температурой, варьирует в зависимости от высоты произрастания, погодно-климатических условий года развития. В стрессовых условиях (акклиматизационный стресс, резкие градиенты температуры в горах) наблюдаются сдвиги развития, увеличение асинхронности, частоты нарушений микроспорогенеза и развития пыльцы.

Функциональные свойства пыльцы (прорастание, длина пыльцевых трубок) при проращивании *in vitro* снижаются на 30-50 % у деревьев пихты, растущих в условиях техногенного загрязнения, в усыхающих горных древостоях. Показатели качества пыльцы деревьев пихты рекомендуется использовать в качестве биомаркера нарушения состояния дерева.

Развитие шишек идет по однолетнему циклу, динамика определяется температурой воздуха. Мегаспорогенез начинается на 1-2 недели позже, чем микроспорогенез; яйцеклетка формируется при отсутствии пыльцы на нуцеллусе семяпочки.

Мужской гаметофит оказывает влияние на женский гаметофит в период сингамии; при отсутствии пыльцы или роста пыльцевых трубок развитие архегониев останавливается на стадии зрелой яйцеклетки.

Качество семян у пихты сибирской, как правило, низкое во всех условиях произрастания. В субальпийских горных древостоях преобладают пустые семена вследствие недостатка/низкого качества пыльцы. В низко- и среднегорье большая часть семян уничтожается семяедами р. *Megastigmus*, а также шишковой огневкой (*Dioryctria abietella* F.). При повреждении семяедами р. *Megastigmus* деградации женского гаметофита не наблюдается вплоть до полной его утилизации личинкой, даже в отсутствие пыльцы.

Устойчивость существования пихты сибирской в горах Южной Сибири обеспечивает экологическая надежность репродуктивной системы вида – нарушения формирования и изъятие семян энтомовредителями компенсируются устойчивым семеношением и высокой семенной продуктивностью шишек.

Перечень сокращений и условных обозначений

ДНК	дезоксирибнуклеиновая кислота
ЗВ	загрязняющие вещества
ЭР	эндоплазматический ретикулум
ЖГ	женский гаметофит
МГ	мужской гаметофит
МКМ	материнская клетка микроспор
МКМГ	материнская клетка мегаспор
ПДК	предельно-допустимая концентрация
ПЗ	пыльцевое зерно
ПТ	пыльцевая трубка
ЯК	яйцеклетка
PCA	метод главных компонент

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аларкон Н.Л., Минина Е.Г., Митрофанов Т.К. и др. Аминокислоты пыльцы кедра сибирского // Физиология растений. 1978. Т. 25, № 4. С. 855–857.

2. Александрова Л.П., Осипов В.И. Методика фракционирования фенольных соединений тканей хвойных // Исследование обмена веществ древесных растений. Новосибирск, 1985. С. 96–102.

3. Алексеев В.А. Диагностика жизненного состояния деревьев и древостоев // Лесоведение. 1989. № 4. С. 51–57.

4. Алексеев В.А. 1999. Ржавчинный рак пихты сибирской. Описание заболевания и методические рекомендации по его полевой диагностике и учету. СПб.: СПб ННИЛХ, 1999. 31с.

5. Алексеев В.А., Астапенко В.В., Басова Ю.Г., Бондарев А.И., Лузанов В.Г., Отнюкова Т.Н., Яновский В.М. Состояние пихтовых лесов Кузнецкого Алатау // Лесное хозяйство. № 4. 1999. С. 51–53.

6. Алексеев В.А., Шабунин Д.А. Побеговый рак пихты сибирской. Описание заболевания и методические рекомендации по его полевой диагностике. СПб, 2000. 29с.

7. Алисов Б.П. Климат СССР. М.: Изд-во МГУ, 1956. 128 с.

8. Аникеев Д.Р., Бабушкина Л.Г., Зуева Г.В. Состояние репродуктивной системы сосны обыкновенной при аэротехногенном загрязнении. Екатеринбург: Изд-во УГЛТА, 2000. 81 с.

9. Антипов В.Г., Болотов Н.А. Отношение видов пихты к жию воздуха промышенными газами // Защитное лесоразведение культуры. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1977. Вып. 4. С. 15–21.

10. Антонова Г.Ф., Чаплыгина И. А., Стасова В.В., Вараксина Т.Н. Соотношение аскорбата и дегидроаскорбата как фактор дифференциации ранней и ноздней древесины лиственницы // Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды. Иркутск, 2000. С. 13.

11. Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журнал общей биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 49–59.

12. Антонова И.С., Фатьянова Е.В. Необходимость использования знаний о строени и развитии кроны деревьев в различных фундаментальных и прикладных разделах геоботаники // Ботанический журнал. 2014. № 12. С. 1305–1316.

13. Атлас ультраструктуры растительных тканей / Козубов Г. М., Тихова М. А., Тренин В. В. Петрозаводск, Карелия, 1980. 454 с.

14. Ахметов М.А. Плодоношение пихты сибирской и ели тянь–шанской греком Алатау // Труды Каз. с.-х. ин-та, 1963. Вып. 11. С. 184–201.

15. Бабушкина Л. Г. К механизмам повреждения и устойчивости сосновых насаждений промышленными поллютантами // Вклад ученых и специалистов в развитие химико–лесного комплекса. Екатеринбург: УГЛТА, 1993. С.45.

16. Бажина Е.В. Половая репродукция пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах бассейна озера Байкал. Автореф. дисс... канд. биол. наук. Красноярск. 1997. 20 с.

17. Бажина Е.В. Семенная продуктивность макростробила и качество семян пихты сибирской в зоне влияния Байкальского целлюлозно-бумажного комбината// Лесоведение. 1998. № 2. С. 10–15.

18. Бажина Е.В. Биомаркеры нарушения гомеостаза деревьев пихты сибирской, произрастающих на территории заповедника «Столбы» // Концепция гомеостаза: теоретические, экспериментальные и прикладные аспекты. Новосибирск: Наука, 2001. С. 20–23.

19. Бажина Е.В. Жизнеспособность пыльцы и изменчивость признаков побегов пихты сибирской, пораженной ржавчинным раком (*Melampsorella cerastii*) // Ботанический журнал. 2005. Т.90, № 5. С. 696–702.

20. Бажина Е.В. Жизнеспособность и биохимический состав пыльцы *Abies sibirica* (*Pinaceae*) в среднегорье Восточного Саяна // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 5. С. 83–92.

21. Бажина Е.В. Жизненное состояние пихты сибирской в лесных экосистемах заповедника «Столбы» // Заповедное дело. Научно–методические записки. 2010. Вып. 14. С. 72–81.

22. Бажина Е.В. Репродуктивный потенциал пихты сибирской в горах Западного Саяна и сохранение ее генофонда в культуре in vitro // Хвойные бореальной зоны. 2012. Т.XXX, № 1-2. С. 10–15.

23. Бажина Е. В. Жизненное состояние и элементный состав хвои пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. в различных условиях произрастания Западного Саяна // Сибирский лесной ж.урнал. 2016. № 5. С. 103–112.

24. Бажина Е.В. Жизненное состояние пихты сибирской и элементный состав ее хвои в лесных экосистемах Северо–восточного Алтая // Региональная экология. 2017. № 2(48). С. 18–25.

25. Бажина Е.В. Состояние древостоев пихты сибирской (*Abies sibirica*) и распределение химических элементов по ярусам ее кроны в лесных экосистемах ООПТ Красноярского края, Россия // Nature Conservation Research. Заповедная наука 2018а. 3 (Suppl. 2). С. 40–53.

26. Бажина Е. В. Жизненное состояние и элементный состав хвои пихты сибирской в горных экосистемах Средней Сибири // Региональная экология. 2018б. № 2 (52). С. 7–16.

27. Бажина Е.В. Изменения архитектуры кроны деревьев пихты сибирской при нарушении гомеостаза// Биофизика. 2020. Т. 65, № 4. С. 753-759.

28. Бажина Е.В. Мегаспорогенез *Abies sibirica* (Pinaceae) в горах Южной Сибири// Ботанический журнал. 2021. Т. 106, № 6. С. 45–53.

29. Бажина Е.В., Аминев П.И. Особенности семеношения и морфологии побегов деревьев пихты сибирской, пораженных ржавчинным раком // Лесной журнал. 2007. № 3. С. 7–13.

30. Бажина Е.В., Аминев П.И. Влияние язвенного рака на жизнеспособность пыльцы и изменчивость признаков побегов сосны обыкновенной // Экология. 2012. № 2. С. 96–101.

31. Бажина Е.В. Белова Н.В. Об оценке хозяйственной значимости насекомых семяедов пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в среднегорье Восточного Саяна// Лесное хозяйство и зеленое строительство в Западной Сибири: матер. конференции (17–19 сентября 2003 г.). Томск, 2003. С. 228–233.

32. Бажина Е.В., Квитко О.В., Муратова Е.Н. Мейоз при микроспорогенезе и жизнеспособность пыльцы у пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в среднегорье Восточного Саяна // Лесоведение. 2007. №1. С. 57–64.

33. Бажина Е.В., Квитко О.В., Муратова Е.Н. Мейоз при микроспорогенезе у пихты сибирской в условиях дендрария // Онтогенез. 2007. Т. 38, № 4. С. 299-306.

34. Бажина Е.В. Квитко О.В. Особенности развития тапетума в микроспорангиях *Abies sibirica* (*Pinaceae*) // Ботанический журнал. 2012. № 2. С. 203–210.

35. Бажина Е.В., Парфенова Е.И., Чебакова Н. М. Усыхание темнохвойных древостоев в горах Южной Сибири: локализация и возможные причины // Земля и космос. Санкт-Петербург, 2020. 20-21 октября. С. 169–171.

36. Бажина Е.В., Седаева М.И. Морфологические характеристики побегов пихты сибирской как биоиндикаторы экологической обстановки // Химико-лесной комплекс – проблемы и решения. Красноярск, 2002. Т.1. С. 364–369.

37. Бажина Е.В., Седаева М.И. Жизнеспособность пыльцы видов рода *Picea A. Dietr*. при интродукции // Ботанический журнал, 2017 Т. 102, № 6. С. 768-779.

38. Бажина Е.В., Седаева М.И., Муратова Е. Н. Мейоз при микроспорогенезе у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в условиях юга Средней Сибири // Онтогенез. 2019. Т. 50, № 3. С. 170–180.

39. Бажина Е.В., Седаева М.И., Экарт А.К. Жизнеспособность пыльцы ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на юге Средней Сибири // Лесоведение. 2020а. № . 4. С. 377–384.

40. Бажина Е.В. Седаева М.И., Муратова Е. Н., Бажина Е.А. Особенности мейоза при микроспорогенезе у ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) при интродукции // Ботанический журнал. 2020б. Т. 105, № 12. С. 63– 75.

41. Бажина Е.В., Стасова В.В., Власова А.А. Особенности строения древесины здоровых и усыхающих деревьев пихты сибирской // Строение, свойства и качество древесины. Красноярск, Россия; 10-16 сентября 2018 г. С. 49–52.

42. Бажина Е. В., Сторожев В. П., Третьякова И. Н. Усыхание пихтово-кедровых лесов Кузнецкого Алатау в условиях техногенного загрязнения // Лесоведение. 2013. № 2. С. 15–21.

43. Бажина Е. В., Третьякова И. Н. К проблеме усыхания пихтовых лесов. Успехи современной биологии, 2001. Т. 121, № 6. С. 626-631.

44. Банникова В.П., Хведынич О.А. Основы эмбриологии растений. Киев: Наукова Думка, 1982. 231 с.

45. Баранов В.И., Смирнов М.Н. Пихтовая тайга на предгорьях Алтая. Пермь, 1931. 95 с.

46. Баранцева Л.М. Цитофизиологический анализ развития архегония *Pinus sibirica* Du Tour. – Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол.н. 03.00.05. М.: МГУ. 1992. 21 с.

47. Баранчиков Ю.Н. Инвазии дендрофильных насекомых – источник хозяйственных проблем и полигон для эколого-эволюционных исследований // Экологические и экономические последствия инвазий дендрофильных насекомых». Красноярск: ИЛ СО РАН, 2012. С. 6–11.

48. Барахтенова Л.А. Диагностика устойчивости сосновых лесов при техногенном загрязнении. Ч. III. Пороговые концентрации серы // Сибирский биологический журнал. 1992. Вып. 1. С. 38–44.

49. Барахтенова Л.А., Кузьмина Г.П. Диагностика устойчивости сосновых лесов при техногенном загрязнении // Сибирский биологический журнал. Известия СО АН СССР. 1991. Вып. 6, Ч. 2. С. 38–46.

50. Барахтенова Л.А., Потемкин О.Н., Карапачинский И.Н. Аккумуляция поллютантов в хвое и качество семян сосны обыкновенной в условиях техногенеза // Доклады РАН. 1993. Т.334, № 4. С. 515–517.

51. Барталев С. А., Ершов Д. В., Исаев А. С., Потапов П. В., Турубанова С. А., Ярошенко А. Ю. Карта лесов Российской Федерации, окрашенная по преобладающим группам пород деревьев и сомкнутости древесного полога (масштаб 1:14 000 000). М., 2004. URL: http://forestforum.ru/info/pictures/rusmap.pdf

52. Батраева А.А. Содержание серы в хвое пихты сибирской, как загрязнения атмосферы // География и природные ресурсы. 1990. № 3. С. 66–70.

53. Батыгин Н.Ф. Онтогенез высших растений. М.: Агропромиздат. 1986. 99 с.

54. Батыгин Н.Ф., Питиримова М.А. Системы надежности и многовариантность генетического гомеостаза // Надежность клеток и тканей. Киев: Наукова думка, 1980. С. 136–140.

55. Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с.

56. Батыгина Т.Б. Хлебное зерно. Л., 1987. 102 с.

57. Батыгина Т.Б. Семязачаток и семя с позиций надежности биологических систем // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции/ ред. Батыгина Т.Б. Спб: Мир и семья, 1994. Т.1. С. 263–267.

58. Батыгина Т.Б. Воспроизведение, размножение и возоновление // Эмбрология цветковых растений. Терминология и концепции/ ред. Батыгина Т.Б. Спб: Мир и семья, 2000. Т.3. С. 35–39.

59. Батыгина Т.Б., Круглова Н.Н., Горбунова В.Ю., Титова Г.Е., Сельдимрова О.А. От микроспоры – к сорту. М.: Наука, 2010. 174 с.

60. Батыгина Т.Б., Виноградова Г.Ю. Феномен полиэмбрионии. Генетическая гетерогенность семян // Онтогенез. 2007. Т. 38, №3. С. 1–26.

61. Белова В. А. История развития растительности котловины Байкальской рифтовой зоны. М.: Наука, 1975. 142 с.

62. Белова Н.В., Бажина Е.В. Жизнеспособность семян пихты сибирской в лесных экосистемах Восточного Саяна // Хвойные бореальной зоны. 2007. № 4. С. 159–163.

63. Белоусов Л.В. Биологический морфогенез. М.: Изд-во Московск. ун-та. 1987. 238 с.

64. Березин Э.Л. Плодоношение пихты сибирской в лесах Лениногорского лесхоза Восточно–Казахстанской области // Лесной журнал. 1962. № 2. С. 164–167.

65. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества: в 2 кн. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.

66. Бикиров Ш.Б. Пихтовые леса Киргизии. – Фрунзе: ИЛИМ, 1984.

67. Биохимические индикаторы стрессового состояния древесных растений / Н.Е.Судачкова, И.В. Шеин, Л.И. Романова и др. Новосибирск: Наука. Сиб. отд. РАН, 1997. 176 с.

68. Бобров Е.Т. Лесообразущие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 189 с.

69. Борусевич Л. Пихта *Abies alba* как объект экологического мониторинга в Бабьегурском биосферном заповеднике // Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран. Пущино, 1982. С. 277–279.

70. Бритиков Е.А. Биологическая роль пролина. М: Наука, 1975. 87 с.

71. Будз М.Д. Условия формирования селей в Прибайкалье // Оползни, сели, термокарст в Восточной Сибири и их инженерно-геологическое значение. М.: Наука, 1969. С. 60–95.

72. Будкевич Е.В. Древесина сосновых. М.-Л.: Изд–во АН СССР, 1961. 151с.

73. Буторина А. К., Высоцкий А. А., Мурая Л. С. Сравнительный цитогенетический анализ форм сосны обыкновенной разной смолопродуктивности // Генетика. 1982. Т. 18, № 12. С. 2019-2029.

74. Буторина А. К. Кирбиса М. Дерюжкин Р. К., Мурая Л. С. Исследование мейоза у лиственницы европейской // Цитология. 1989. Т. 31, № 9. С. 1040-1043.

75. Буторина Т. Н. К характеристике лесорастительных условий Государственного заповедника «Столбы» // Труды заповедника «Столбы». Вып. 3. Красноярск, 1961. С. 249-282.

76. Бэр К. М. Об открытии профессором Вагнером бесполого размножения личинок, о дополнительных наблюдениях по этому предмету г. Ганина и педогенезисе вообще. Санкт-Петербург: Тип. Имп. Акад. наук, 1866. 77 с.

77. Ваганов Е.А., Тресков И.А. Анализ роста дерева по структуре годичных колец. Новосибирск: Наука, 1977. 93 с.

78. Валетова Е.А Влияние техногенного загрязнения на репродуктивную способность сосны обыкновенной: дисс. … канд. биол. наук: 03.06.16. Барнаул, 2009. 124с.

79. Вернадский В.И. Живое вещество. М. 1978. 358 с.

80. Ветрова В. П. Изменчивость семенных и кроющих чешуй шишек пихты сибирской // Лесоведение. 1992. № 2. С. 67–71.

81. Ветрова В.П., Пашенова Н.В., Гродницкий Д.Л. Реакция пихты сибирской на загрязнение грибами-симбионтами черного пихтового усача // Лесоведение. 1992. № 3. С. 24–32.

82. Ветрова В.П., Полякова, Г.Г., Пашенова Н.В., Осипов В.И. Защитная реакция на инфекцию – индикатор устойчивости пихты сибирской к черному пихтовому усачу и связанным с ним микромицетам // Лесоведение. 1995. № 6. С. 34–43.

83. Власенко В.И. Структура и динамика лесной растительности заповедных территорий Алтае–Саянской горной страны. М.: МСОП, 2003. 484 с.

84. Войников В.К., Воронин В.И., Михайлова, Т.А., Плешанов А.С. Комплексная оценка ослабления лесных экосистем // Сибирский экологический журнал. 2008. №6. С. 833-840.

85. Воронин В.И. Действие серосодержащих эмиссий на пихту сибирскую в Южном Прибайкалье: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.06. Воронин Виктор Иванович. Красноярск, 1989. 19с.

86. Воронин В.И. Соков М.К. Влияние сероорганических компонентов атмосферных выбросов на пихту сибирскую // Лесоведение. 2005. № 2. С 62–71.

87. Воронин В. И., Морозова Т. И., Ставников Д. Ю., Нечесов И. А., Осколков В. А., Буянтуев В. А., Михайлов Ю. З., Говорин Я. В., Середкин А. Д., Шуварков М. А. Бактериальное повреждение кедровых лесов Прибайкалья // Лесное хозяйство. 2013. № 3. С. 39–41.

88. Второва В.Н., Холопова Л.Б. 2010. Распределение биофильных элементов в кроне ели европейской // Лесоведение. №3. С. 71–80.

89. Галазий Г.И. Вертикальный предел леса в Восточгной Сибири и его динамика // Геоботаника. Вып. 9. М.-Л, 1947. 150 с.

90. Галазий Г.И. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика// Труды БИН АН СССР. Сер III. (Геоботаника), 1954. Вып. 9. С. 210–329.

91. Галазий Г.И., Моложников В.Н. История ботанических исследований на Байкале (Итоги и перспективы экол.-ботан. работ) / Отв. ред. Л. Н. Тюлина. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. 153 с.

92. Галкин В.И. Динамика развития впадин // Динамика байкальской впадины. Новосибирск: Наука, 1975. С. 44–59.

93. Генетика / Под ред. А. А. Жученко. Москва: Колос, 2004. 480 с.

94. Герасимова-Навашина Е.Н. Эволюция мужского гаметофита // Эмбриология цветковых растений. С.-Пб.: Мир и семья, 1994. Т.1. С. 104–109.

95. Герасимова О.В., Жарникова З.Ю., Кнорре А.А., Мыглан В.С. Климатически обусловленная динамика радиального прироста кедра и пихты в горно-таежном поясе природного парка «Ергаки» // Журнал Сибирского Федерального университета. Биология. 2010. № 3. С. 18-29.

96. Геодакян В.А. Количество пыльцы как регулятор эволюционной пластичности перекрестноопыляемых растений // Доклады АН СССР. 1977. Т. 234, № 6. С. 1460–1463.

97. Гирс Г.И. К методике определения общего и белкового азота в растительных тканях // Исследование обмена веществ древесных растений. Новосибирск: Наука, 1985. С. 40–45.

98. Гладкова Г.А. Особенности почвообразования в усыхающих пихтово-еловых лесах Приморья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.27. Почвоведение. Владивосток, 1997. 19 с.

99. Голубовская И. Н. Экспериментальное исследование генного контроля мейоза у кукурузы // Теоретические основы селекции. Новосибирск: Наука, 1985. С.119–135.

100. Голутвина Л.С., Стадницкий Г.В., Гребенщикова В.П. К вопросу о семеедах хвойных пород // Защита леса. Научные труды ЛТА им. С. М. Кирова. Л., 1972. Вып. 144. С. 21–28.

101. Горбачев В.Н. Эколого-геохимические особенности почвообразования в пихтовых лесах южной части Енисейского кряжа // Ульяновский медико-биологический журнал. 2015. № 3. С. 134–142.

102. Горбунова Е.А**.** Алтайский государственный природный заповедник – эталон или полигон? [Электронный ресурс] http://www.ecoethics.ru/old/b80/21.html

103. Горчаковский П.Л. Пихтовые леса приенисейской части Восточного Саяна и их естественное использлование // Труды по лесному хоз. Уральского лесотехнич. ин–та. Вып. 4. Свердловск, 1956. С. 26–34.

104. ГОСТ 13056.6 – 68. Семена древесных и кустарниковых пород. Методы определения всхожести. М: Государственный стандарт СССР. 19 с.

105. ГОСТ 13496.4–93. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Методы определения содержания азота и сырого протеина. Методы анализа: сб. ГОСТов. М.: ИПК Изд-во стандартов, 2002.

106. ГОСТ 26490-85. Методы определения подвижной серы по методу ЦИНАО. 4с.

107. ГОСТ 26927-86. Межгосударственный стандарт. Сырье и продукты пищевые. Методы определения ртути: Сб. ГОСТов. М.: ИПК. Издательство стандартов, 2002.

108. ГОСТ 26929-94. Сырье и продукты пищевые. Подготовка проб. Минерализация для определения содержания токсичных элементов. [Электронный ресурс] http://www.gosthelp.ru/ gost/gost26929.html

109. ГОСТ 26930-86. Сырье и продукты пищевые. Метод определения мышьяка 01.01.1987. М.: Стандартинформ, 1987. – 6с.

110. ГОСТ 27997-88. Корма растительные. Методы определения марганца [Электронный ресурс]. http://www.gosthelp.ru/ gost/gost28723.html

111. ГОСТ 27998-88. Корма растительные. Методы определения железа [Электронный ресурс]. http://www.gosthelp.ru/ gost/gost19590.html

112. ГОСТ 30178-96 Сырье и продукты пищевые. Атомно–абсорбционный метод определения токсичных элементов. [Электронный ресурс] http://www.gosthelp.ru/ gost/gost30178.html

113. ГОСТ 30502-97. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Атомно–абсорбционный метод определения содержания магния [Электронный ресурс]. http://www. gosthelp.ru/gost/gost18638.html

114. ГОСТ 30692-00. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Атомно–абсорбционный метод определения содержания меди, свинца, цинка и кадмия [Электронный ресурс]. http://www.gosthelp.ru/gost/gost6792. html

115. ГОСТ Р 51417-99 Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Определение массовой доли азота и вычисление массовой доли сырого протеина. Метод Къельдаля. URL: www.gosthelp.ru/ gost/gost51417.html

116. Государственный доклад «О состоянии окружающей природной среды Красноярского края в 1998 году.» Ежегодный доклад. Красноярск, 1999.180с.

117. Государственный доклад «О состоянии природной среды Красноярского края в 2001г.». Красноярск: Государственный комитет по охране окружающей среды Красноярского края, 2001. 420 с.

118. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей среды Красноярского края в 2004 году». Красноярск, 2005. 234 с.

119. Государственный доклад «О состоянии и охране окружающей природной среды Кемеровской области в 2008 году». URL: gosdoklad.kuzbasseco.ru/2008/ index.html

120. Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2015 году». М.: Минприроды России, НИА-Природа. 2016. 639 с.

121. Грант В. Эволюционный процесс. Критический обзор эволюционной теории / под ред. Д-ра биол. наук Б.М. Медникова. Москва: Мир, 1991. 488 с.

122. Григорьев Ю. С., Пахарькова Н. В. Влияние техногенного загрязнения воздушной среды на состояние зимнего покоя сосны обыкновенной // Экология. 2001. № 6. С. 471– 473.

123. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. Киев: Наукова думка, 1983. 368с.

124. Гудериан Р. Загрязнение воздушной среды. Москва: Мир, 1979. 200 с.

125. Гуман В.К. К биологии пихты сибирской // Известия Петроградского Лесного ин-та. Петроград, 1917. Вып. 31. С. 31–283.

126. Даев Е.В. О «стрессе» … или о двух ошибках Ганса Селье, завоевавших мир// Экологическая генетика. 2019. Т. 17. № 4. С. 103–111. URL: 10.17816/ecogen174103-111.

127. Данилов А.Н. Плодоношение пихты сибирской // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1951. Т. 56, № 1. С. 90–95.

128. Дворецкая О.И. Естественное возобновление и развитие подроста пихты сибирской (abies sibirica Ledeb.) в горах Южного Кузбасса // Вестник КрасГАУ. 2013. № 6. С. 104-110.

129. Деревья и кустарники СССР» дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции С. Я. Соколов, Б. К.Шишкин. М: Изд-во Академии наук СССР, 1949. 463с.

130. Джапаридзе Л.И. Пол у растений. Тбилиси: Мецниереба, 1965. Ч. 2. 302с.

131. Дженсен У. Д. Ботаническая гистохимия. Москва: Мир, 1965. 388 с.

132. Дикман Д.И., Козловский Т.Т. Связь воды, питательных веществ и углеводов у растущих женских стробилов *Pinus resinosa* // Половая репродукция хвойных. Ч. 1. Новосибирск, 1973. С. 195–209.

133. Добжанский Ф.Г. Генетика и происхождение видов / науч. ред. чл.-кор. РАН И.А. Захаров-Гезехус. Москва, Ижевск, 2010. 383 с.

134. Епова Н.А. К характеристике пихтовой тайги Хамар–Дабана // Труды Бурятского комлексного ин-та, 1961. Вып 4. С.121–129.

135. Ермаков А.И., Арасимович В.В., Смирнова-Иконникова М.И., Ярош Н.П., Луковникова Г.А. Методы биохимического исследования растений. Л: 1972. 456с.

136. Ермаков И. П., Матвеева Н. П., Баранцева JL М. Содержание ДНК в яйцеклетке *Pinus sibirica* Du Tour на разных стадиях ее развития // Доклады АН СССР. 1980. Т.251, №1. С.254–256.

137. Ермаков И. П., Баранцева JL М., Матвеева Н. П. Цитохимическое изучение ДНК в процессе созревания яйцеклетки и в раннем эмбриогенезе у *Pinus sibirica* Du Tour // Онтогенез. 1981. Т. 126, № 4. С. 339 – 345.

138. Ермаков И. П., Баранцева JL М., Матвеева Н. П. Структура ядра развивающегося архегония и проэмбрио *Pinus sibirica* Du Tour // Онтогенез. 1982. Т. 33, № 6. С. 611–620.

139. Ерунова М.Г., Кадочников А.А., Якубайлик О.Э. Экологический атлас заповедника «Столбы». 2018. URL: info.krasn.ru/stolby

140. Ерунова М.Г., Якубайлик О.Э., Гостева А.А. Геоинформационное обеспечение задач экологического мониторинга особо охраняемых территорий // Журнал Сибирского федерального университета. Техника и технологии. 2008. Т. 1 (4). С. 366–376.

141. Епова Н.А. К характеристике пихтовой тайги Хамар–Дабана // Труды Бурятского комлексного института, 1961. Вып 4. С.121–129.

142. Жизнь растений. Энциклопедия в шести томах. Том 4. Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосемянные // Под ред. И. В. Грушивицкого и С. Г. Жилина. Москва: Просвещение, 1978. С. 447.

143. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995. 224 с.

144. Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений: эколого–генетические основы. Кишинев: Штиинца, 1988. 767 с.

145. Зубарева О. Н., Скрипальщикова Л. Н., Перевозникова В. Д. Особенности зимнего пыленакопления в насаждениях заповедника «Столбы» // Тр. гос. заповедника «Столбы». Вып. 17. Красноярск, 2001. С. 264–272.

146. Зиганшин Р.А., Карбаинов Ю.М., Киселев В.В. и др. Пространственное распределение усыхающих темнохвойных насаждений Хамар–Дабана // Экологическая роль горных лесов. Бабушкин, 1986. С. 107–108.

147. Злобин Ю.А. Семенное размножение хвойных древесных пород как биоценотический процесс // Вопросы биологии семенного размноженя / Под ред. Р.Е. Левиной. Ульяновск: изд-во УГПИ, 1968. С. 193–205.

148. Зубарева О. Н., Скрипальщикова Л. Н., Перевозникова В. Д. Особенности зимнего пыленакопления в насаждениях заповедника «Столбы» // Труды государственного заповедника «Столбы». Вып. 17. Красноярск, 2001. С. 264–272.

149. Зуев В.В., Зуева, Н.Е., Короткова Е.М. Сравнительный анализ рядов наблюдений общего содержания озона и УФ–В радиации в зонах произрастания бореальных лесов // Оптика атмосферы и океана. 2015. Т. 28, № 10. С. 914–920.

150. Ибрагимова Э.Э. Индикация загрязнения окружающей среды в урбанизированных экосистемах с использованием пыльцы *Pinus sylvesrtris* // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия». 2009. Том 22 (61), № 4. С. 54–65.

151. Иванов В.Б. 1982. Активные красители в биологии. М.: Наука. 224 с.

152. Иванов В.Б., Литинская Т.К. Одноврнееменная окраска белков и углеводов проционовыми красителями // Цитология. 1967. Т. 9, № 9. С. 58–64.

153. Иванов Л.А. 1939. Анатомия растений. – Л.: Гослестехиздат. – 264 с.

154. Ивановский Л.Н. Проблема древнего оледенения и селеопасность на южном побережье Байкала // Позднекайнозойская история озёр в СССР. Новосибирск, 1982. С. 38 – 42.

155. Ильин В.Б. Тяжелые металлы и неметаллы в системе почва-растение. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. 220с.

156. Ильина Т.М. 1987. Химический состав хвои ели аянской // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР. С. 144–153.

157. Ильиных Н.И. Почвы Кузнецкого Алатау. Красноярск, 1970. 165 с.

158. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции. М.: Высш. шк. Наука: Новосибирск. 1989. 591 с.

159. Ирошников А.И., Географические культуры хвойных в Южной Сибири // Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Новосибирск: Наука СО, 1977. С. 4–110.

160. Ильин В. Б. Элементный химический состав растений. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 2012. 220 с.

161. Кабата-Пендиас А., Пендиас Х. Микроэлементы в почвах и растениях. М: Мир, 1989. 439 с.

162. Кайбияйнен Л.К., Софронова Г.И., Болондинский В.К. Влияние токсичных поллютантов на дыхание хвои и побегов сосны обыкновенной // Экология 1998. №1. С. 23-27.

163. Калашник Н.А., Ясовиева С.М., Преснухина Л.П. Аномалии пыльцы хвойных видов деревьев при промышленном загрязнении на Южном Урале // Лесоведение. 2008. № 2. С. 33–40.

164. Камелина О.П., Жинкина Н.А. К эмбриологии *Ostrowska magnifica* (*Campanulacuae*). Развитие эмбриональных структур // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 9. С. 1293–1301.

165. Каппер О. Г. Хвойные породы. М.-Л.: Лесн. пром-сть, 1954. 304 с.

166. Карбаинов, Ю.М. Экологические последствия катастрофических нарушений в темнохвойных лесах Байкальского биосферного заповедника: автореф. дисс… канд. биол. Наук. 11.00.11. Охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов. Москва: ИЭМЭЖ им. А.Н. Северцова, 1993. 79 с.

167. Керчев И.А. Экология полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* Blandf. (Coleoptera: Curculionidae, Scolytinae) в Западно–Сибирском регионе инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2014. № 2. С. 80–94.

168. Кефели В.И. Физиологические основы конструирования габитуса растений. Москва: Наука. 1994. 268 с. URL:rusneb.ru/catalog/000199_000009_ 001693656

169. Киргизов Н. Я., Эдомский О. И. Семеношение пихты на Рудном Алтае // Половая репродукция хвойных. Новосибирск, 1973. Т. 2. С. 154–156.

170. Климатический атлас СССР. М. Главное управление гидрометеорологической службы при совете министров СССР. Т. 1. М., 1960. 181с.

171. Герасимова З.Ю. Жарникова А.А., Кнорре А.А., В.С. Мыглан. Климатически обусловленная динамика радиального прироста кедра и пихты в горно–таежном поясе природного парка «Ергаки // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2010. № 3. С. 18–29.

172. Ковалев Б.И. Мониторинг пихтовых лесов Кузнецкого Алатау и Горной Шории // Лесное хозяйство. 1998. № 1. С. 39–41.

173. Ковальский А.Л. Геохимическая экология. М: Наука, 1974. 299 с.

174. Козубов Г. М. Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 136с.

175. Коловский Р. А., Бучельников М. А. Биоиндикация в заповеднике «Столбы: оценка и прогноз // Труды государственного заповедника «Столбы». Вып. 17. Красноярск, 2001. С. 226–244.

176. Коловский Р.А., Макеева Е.Г., Чумаков С.В. Оценка загрязнения природной среды ООПТ Алтае–Саянского экорегиона на основе определения содержания в снежном покрове токсических поллютантов// Мониторинг биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях Алтае-Саянского региона. Науч. тр. Ассоциации заповедников и национальных парков Алтае-Саянского экорегиона. отв. ред Е.С. Анкипович. Новосибирск: изд-во СО РАН, 2008. Вып 1. С. 69–74.

177. Кольцова В.Г. История лесной растительности заповедника «Столбы» в голоцене (по данным споро-пыльцевого анализа почв). Автореф. соиск. … канд биол. наук. 03.00.05 – Ботаника. Красноярск, 1980. 21с.

178. Комаров В. Л. Род 38. Пихта– *Abies* // Флора СССР : в 30 т. / гл. ред. В. Л. Комаров. Ленинград: Изд–во АН СССР, 1934. Т. 1 / ред. тома М. М. Ильин. С. 134–142.

179. Коновалова М.Е., Данилина Д. М. Структура ценопопуляций ключевых видов черневых кедровых лесов Западного Саяна на климаксовой стадии развития // Экология. 2019. № 3. С. 189–195. URL: 10.1134/S1067413619030081

180. Короткова Е.М. Солнечная УФ–В радиация как дополнительный фактор ослабления хвойных лесов в горах Южной Сибири. Автореф. дисс... канд. геогр. наук. Томск, 2017. 23 с.

181. Корчагин А.А. Происхождение «пихтового стланца» темнохвойных лесов северо-востока Европейской части СССР // Советская ботаника. № 5. С. 49–53.

182. Коршиков И.И. Генетические особенности деревьев с высокой продуктивностью полных семян в популяциях видов семейства *Pinaceae* Lindl.// Фактории експериментальноі еволюціі організмів. К.: Логос, 2009. Т. 5. С. 144–149.

183. Краснобаева, К.В. Плодоношение и качество семян пихты сибирской на южном пределе ее ареала в европейской части СССР // Лесной журнал. 1971. № 2. С. 27–30.

184. Краснощеков Ю.Н., Горбачев В.Н. Лесные почвы бассейна оз. Байкал. Новосибирск: Наука, 1987. 144с.

185. Краткая географическая энциклопедия. Том 2. / Гл.ред. Григорьев А.А. М., Советская энциклопедия, 1961. 592 с.

186. Кретович В.Л. Обмен азота в растениях. М., 1974. 526 с.

187. Кривец С.А., Керчев И.А., Бисирова Э.М., Демидко Д.А., Петько В.М., Баранчиков Ю.Н. Распространение уссурийского полиграфа Polygraphus proximus Blandf. (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в Сибири // Известия Санкт–Петербургской лесотехнической академии. 2015. Вып. 211. С. 33–45.

188. Крищенко В.П. Методика определения аминокислотного состава растительных образцов и разделения белков на фракции буферными растворами // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1978. № 3. С. 405–417.

189. Крылов А.Г. Леса Западной Сибири. М., Наука, 1961. 255с.

190. Крылов Г.В., Марадудин И.И., Михеев Н.И., Козакова Н.Ф. Пихта. М., Агропомиздат, 1986. 240 с.

191. Крылов А.Г., Речан С.П. Типы кедровых и лиственничных лесов Горного Алтая. Москва: Наука, 1967. 221с.

192. Круклис М.В. Лиственница Чекановского (*Larix Czekanowskii* Sz.). Морфогенез, эмбриология, цитогенетика. Дисс...к. б. наук. Красноярск. 1975. 348 с.

193. Кудашова Ф.Н. Метаболитические нарушения в репродуктивной сфере пихты сибирской под влиянием техногенного загрязнения на юге Байкала // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке. Владивосток: БПИ ДВО РАН. 1999. С.195–196.

194. Кузнецов В.И., Басаргин Н.Н., Мисищева Л.Г. Усовершенствованный метод определения серы в растительных объектах по Шенигеру // Агрохимия. 1968. № 3. Стр.134–137.

195. Куминова А.В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 448с.

196. Куминова А.В. Поясность растительности западной части Восточного Саяна // Растительный покров Красноярского края. Вып 2. Кр–ск, Новосибирск, 1965. С. 5–23.

197. Купревич В.Ф. Физиология больного растения. Л.: Изд–во Академии наук СССР. 1947. 300 с.

198. Ладейщиков Н.П. Ороклиматическре расчленение бассейна оз Байкал // Климатические ресурсы Байкала и его бассейна. Новосибирск, 1976. С. 257–271.

199. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. школа. 1990. 352 с.

200. Ларионова Н.А. Природные регуляторы роста в генеративных органах кедра сибирского // Изменчивость древесных расений Сибири. Красноярск, 1974. С. 104–119.

201. Лебединова Н.С. Кедровые леса северо-восточного Алтая. Труды Восточно-Сибирского биологического Института. Вып. 2. Иркутск. 1962. 102с.

202. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. Обзор проблемы. М., 1981. 96с.

203. Лесные экосистемы и атмосферные загрязнения. Л.: Наука, 1990. 198 с.

204. Лесохозяйственный регламент Козульского лесничества. 2008. Утвержден Приказом министерства природных ресурсов и лесного комплекса Красноярского края от 22.12.2008. №123-о. 71 с.

205. Летопись природы Государственного природного заповедника «Столбы». Кн. 71. Красноярск, 2013. С. 18–25. 148–160.

206. Летопись природы Государственного природного заповедника «Столбы». Кн. 72. Красноярск, 2014. С. 156–161.

207. Лукина Н.В., Черненькова Т.В. Техногенные сукцессии в лесах Кольского полуострова // Экология. 2008. № 5. С. 329–337.

208. Луцкевич Н.П. Физиологические различия в качестве пыльцы сосны обыкновенной в связи с различными экологическими условиями // Половая репродукция хвойных. Ч. 1. Новосибирск, 1973. С. 219−221.

209. Лянгузова И.В., Мазная Е.А., 1996. Влияние атмосферного загрязнения на репродуктивную способность дикорастущих ягодных кустарничков сосновых лесов Кольского полуострова // Растительные ресурсы. Т. 32, № 4. С. 14–21.

210. Лях В.А., Сорока А. И. Чувствительность мужского гаметофита некоторых древесных растений к тяжелым металлам // Ботанический журнал. 1996. Т. 81, № 1. С. 96−100.

211. Магешвари П. 1954. Эмбриология покрытосеменных / Перевод с англ. Д.А. Транковского. Под ред. проф. К.И. Мейера. М., Издательство Иностранной литературы. 439 с.

212. Майр Э. Популяции, виды, эволюция. М., Мир, 1974. 460 с.

213. Макогон И.В., Коршиков И.И. Качество пыльцы в связи с генетическими особенностями Picea abies (L.) Karst. в интродукционном насаждении // Бюллетень государственного Никитского ботанического сада. 2012. Вып. 105. С. 107–112.

214. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М., Наука, 1972. 283 с.

215. Мамаев С.А. Адаптация и изменчивость древесных растений в лесной зоне Евразии. Екатеринбург, Наука, 1993. 136 с.

216. Манько Ю.И., Гладкова Г.А. О факторах усыхания пихтово–еловых лесов на Дальнем Востоке // Лесоведение. 1995. № 2. С.3–12.

217. Манько Ю.И., Гладкова Г.А. Об усыхании темнохвойных лесов в Северной Америке // Лесоведение. 1999. № 5. С. 56–62.

218. Манько Ю.И., Гладкова Г.А. Усыхание ели в свете глобального ухудшения темнохвойных лесов. Владивосток: Дальнаука, 2001. 228 с.

219. Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журнал общей биологшии. 1999. Т.60, № 1. С. 6–17.

220. Маслов Ю.И. Микроопределение серы в растительном материале //Методы биохимического анализа растений. Л.: Ленинградский университет, 1978. С.146–155.

221. Массель Г.И., Швец М.М. Показатели физиолого-биохимического ослабления деревьев и возможность заселения их насекомыми-ксилофагами в пихтарниках, ослабленных выбросами целлюлозно-бумажных комбинатов // Экологическая роль горных лесов. Бабушкин, 1986. С. 140–141.

222. Массель Г.И., Швец М.М., Середкова С.В. Состояние пихтовых лесов в горах Хамар–Дабана на Байкале // Исследование лесной патологии. Иркутск: СИФиБР, 1989. С. 5–23.

223. Махнева С. Г., Бабушкина Л. Г., Зуева Г. В. Состояние мужской генеративной сферы сосны обыкновенной при техногенном загрязнении среды. Екатеринбург: УГЛТА, 2003. 154 с.

224. Маценко А.Е. Обзор рода Abies Mill. // Ботанические материалы Гербария БИН АН СССР. М.-Л., 1963. Т. 22. С. 33–42.

225. Маценко А.Е. Пихты восточного полушария //Флора и систематика высших растений // Труды Бот. института им. В.Л. Комарова. М.- Л.: Наука, 1964. Сер. 1. Вып. 13. С. 3–103.

226. Меняйло Л.Н. Пихта сибирская в условиях техногенного загрязнения Красноярского заповедника «Столбы» // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 160–161.

227. Меркис А.И. Геотропическая реакция растений. Вильнюс, 1973. 263 с.

228. Меркис А. И. Сила тяжести в процессах роста растений. // Серия "Проблемы космической биологии". Т. 68. Москва: Наука, 1990. 185 с.

229. Методика определения фтора в биологическом материале и минеральных веществах / Лабораторные исследования в ветеренарии: химико–токсикологические методы.Справочник. Под ред. Б.И. Антонова; Сост. Б.И. Антонов и др. М.: Агропромиздат, 1989. 320 с.

230. Методические указания по ионометрическому определению фтора в растительной продукции, кормах и комбикормах - М, ЦИНАО (ВНИИА). 1995.

231. Методические указания по определению ртути в пробах пищевого сырья и продуктов (МУК №5178-90, ГОСТ 26927–90).

232. Методические указания по определению серы в растениях и кормах растительного происхождения – М: ФГНУ «Росинформагротех», 2004г. ГОСТ 26490–85 (методы определения подвижной серы).

233. Методические указания по определению тяжелых металлов (цинк, медь, свинец, кадмий) в почвах и продукции растениеводства. М., 1993 г.

234. Методические рекомендации по надзору, учету и прогнозу массовых размножений стволовых вредителей и санитарного состояния лесов. М., ВНИИЛМ, 2006. 108 с.

235. МининаЕ.Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М., Издательство АН СССР, 1952. 199 с.

236. Минина Е.Г. Геотропические свойства и сексуализация побегов как факторы формирования кроны у хвойных // Лесоведение. 1974. № 1. С. 13–20.

237. Минина Е. Г., Беляев В. В. Изучение ростовых веществ в связи с дорсовентральностью и сексуализацией побегов пихты сибирской (*Abies sibirica* Ldb.) // Физиология растений. 1972. Т. 19, вып. 3. С. 658–661.

238. Минина Е.Г., Ларионова Н.А. Морфогенез и проявление пола у хвойных. М., Наука. 1979. 216 с.

239. Минина Е.Г., Третьякова И.Н. Значение фитогормонов для образования женских стробилов в поле гравитации у пихты сибирской (*Abies sibirica* Ldb.) // Физиология растений. 1979. Т. 26. Вып. 5. С. 1057–1061.

240. Минина Е.Г., Третьякова И.Н. Об аномалиях женских шишек пихты сибирской *(Abies sibirica Ledeb.) //* Ботанический журнал. 1981. Т. 66. С. 101–109.

241. Минина Е.Г., Третьякова И.Н Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск: Наука, Сиб. отд, 1983. 198 с.

242. Мирошников А.Е., Максимова С.В., Анциферова О.В. Пылевое загрязнение г. Красноярска и его окрестностей // Биоразнообразие и редкие виды растений Средней Сибири. Красноярск, 1995. – С. 66–67.

243. Михайлова Т.А. Эколого-физиологическое состояние лесов, загрязняемых промышленными эмиссиями: 03.00.16-Экология. Автореф. дисс … д-ра биологических наук, 1997. Иркутск. 47с.

244. Михайлова Т.А. Воронин В.И. Оценка сезонного повреждения хвойных пород поллютантами // Лесоведение. 1988. № 1. С. 67-69.

245. Михайлова Т.А., Калугина О.В., Афанасьева Л.В., Нестеренко О.И. Тренды содержания химических элементов в хвое сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в разных условиях произрастания и при техногенной нагрузке // Сибирский экологический журнал. 2010. № 2. С. 239–247.

246. Мищенко Е.Г. Семеношение пихты и содействие ее естественному возобновлению в темнохвойных лесах Рудного Алтая. Автор. ... дисс. канд. с.-х. наук: 03.00.05. Алма-Ата, 1966. 23 с.

247. Мошкович А.М. Эмбриология хвойных. Кишинев: Штиинница, 1992. 249с.

248. Муратова Е. Н. Особенности мейоза сосны обыкновенной около северной границы ее ареала // Онтогенез. 1995. Т. 26, № 2. С. 158–169.

249. Муратова Е.Н., Седельникова Т.С., Карпюк Т.В., Владимирова О.С., Бажина Е.В., Пименов А.В., Михеева Н.А., Квитко О.В. Кариологические и цитогенетические исследования хвойных Сибири и Дальнего Востока // Сибирский экологический журнал. 2005. № 4. С. 573–583.

250. Мурая Л. С., Буторина А. К., Дудецкая Е. М. Мейоз при микроспорогенезе и развитие мужского гаметофита у лжетсуги в условиях интродукции // Лесоведение. 1988. № 5. С. 37– 44.

251. Назимова Д.И. Горные темнохвойные леса Западного Саяна. Л.: Наука, 1975. 118 с.

252. Настоящее и будущее Байкальского региона (возможности развития). Часть I. Природный комплекс // Байкальский регион как мировая модельная территория устойчивого развития: межд. симп., Улан-Удэ, 1994. С. 1–45.

253. Негруцкая А.Е. Влияние промышленного загрязнения на пыльцу сосны об ыкновенной // Развитие мужской генеративной сферы. Симферополь, 1983. С. 5.

254. Некрасова, Т. П. Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1960. 131 с.

255. Некрасова Т.П. Морфогенез генеративных органов пихты сибирской // Известия СО РАН, 1970. № 10. Вып. 2. С. 35–41.

256. Некрасова Т.П. Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных древесных пород // Лесоведение. 1976. № 6. С. 37−43.

257. Некрасова Т.П. Пыльца и пыльцевой режим хвойных. Новосибирск: Наука. Сиб. отд–ние, 1983. 169 с.

258. Некрасова Т. П., Рябинков А. П. Плодоношение пихты сибирской. Новосибирск, 1978. 150 с.

259. Некрасова Т.П., Сакович Н.Г. Плодоношение пихты сибирской // Известия СО АН СССР. 1959. № 1. С. 130–135.

260. Нестеров Н.С. О влиянии леса на силу и направление ветра // Лесопромышленный вестник. 1908. № 8-9. 11 с.

261. Новоселова Е.Е., Шишикин А.С., Бабина С.Г., Бондарь М.Г., Истомин С.В., Коловский Р.А., Макеева Е.Г., Чумаков С.В. Оценка загрязнения природной среды ООПТ Алтае-Саянского экорегиона на основе определения содержания в снежном покрове токсических поллютантов // Мониторинг биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях Алтае-Саянского региона. Науч. тр. Ассоциации заповед. и нац. парков Алтае-Саянского экорегиона /Отв. ред. Анкипович Е.С. Новосибирск, Изд-во СО РАН, 2008. Вып. 1. С. 69-74.

262. Носкова Н.Е. Половая репродукция сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях экологического стресса. Автореф …канд биол. наук: 03.00.05, 2004. 24с.

263. Нотов А. А. Гомеозис и надежность репродуктивных систем модульных организмов // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2015. № 3. С. 248–257.

264. Нухимовская Ю.Д. Онтогенез пихты сибирской (*Abies sibirica* Ldb.) в условиях Подмосковья // Бюллетень МОИП. Отделение биологическое. 1971. № 2. С. 105–112.

265. Нухимовская Ю.Д. О жизненных формах пихты сибирской на высокогорном Алтае // Вестн. Московского университетата. 1974. № 1. С.44–49.

266. Обзор фонового состояния окружающей среды на территории стран СНГ за 2006г. / Под ред. Израэля Ю.А. Росгидромет, 2008. 86 с.

267. Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.

268. Олюнин В.И. Основные особенности геоморфологического строения Хамар–Дабана и южного побережья Бакала // Западно-Забайкальского отделения географического общества СССР. Чита, 1963. Вып. XXII. С. 58-70.

269. О состоянии природной среды Красноярского края в 1998г. Ежегодный доклад. Красноярск. Государственный комитет по охране окружающей среды Красноярского края. 1999. 420 с.

270. Осколков В.А., Воронин В.И. Репродукционный процесс у сосны обыкновенной в Верхнем Приангарье при техногенном загрязнении. Иркутск: издательство Иркутского госуниверситета, 2003. 140 с.

271. Осетрова Г.В., Кудашова Ф.Н. Углеводный и аминокислотный состав пыльцы кедра сибирского и сосны обыкновенной // Материалы конференции по физиологии и биохимии растений, посвящ. 50-летию образования СССР. Красноярск, 1972. С. 41–46.

272. О токсичности гептила / под редакцией д.х.н. Проф. Л.С. Ягужинского. Междисциплинарный Центр Фундаментальных Исследований. Москва, 2014. 128с.

273. Отнюкова Т.Н., Бажина Е.В. Эпифитные лишайники в мониторинге атмосферного загрязнения // Контроль и реабилитация окружающей среды. Матер. IV межд. симп. Томск, 21-23 июля 2004г. 2004. С. 28–29.

274. Павлов Б.К. Мониторинг антропогенных изменений горно-таежных экосистем. М., Экология, 1995. 208 с.

275. Павлов И.Н. Основная причина массового усыхания пихтово-кедровых лесов в горах Восточного Саяна – корневые патогены / И.Н. Павлов, О.А. Барабанова, А.А. Агеев, А.С. Шкуренко, С.С. Кулаков [и др.] // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26. № 1. С. 33–41.

276. Павлов И.Н. Литовка Ю.А., Голубев Д.В., Астапенко С.А., Хромогин П.В., Усольцева Ю.В., Маколова П.В., Петренко С.М. Массовое размножение *Polygraphus proximus* Blandford в пихтовых лесах Сибири, зараженных корневыми и стволовыми патогенами: мониторинг, закономерности, перспективы биологического контроля // Сибирский экологический журнал. 2020. № 1. С. 89-106.

277. Паларамчук И. А., Веселова Т. Д. Учебное пособие по ботанической гистохимии. М.: Изд. МГУ, 1965. 108 с.

278. Пальшин Г.Б. Кайнозойские отложения и оползни юговосточного побережья Байкала. М., Издательство АН СССР, 1955. 201 с.

279. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., Колос, 1986. 304 с.

280. Петров Б.Ф. Почвы Алтае-Саянской области // Труды Почвенного института им. В.В Докучаева. 1952. Т. 35. С. 1–245.

281. Пирс Э. Гистохимия теоритическая и прикладная. М., Изд–во иностранной литературы, 1962. 964 с.

282. Плаксина С.Д. Влияние самоопыления на качество семян пихты сибирской // Известия Сибирского отделения АН СССР. Сер. биолого– медицинских наук. – 1968. №10. Вып.2. С. 74–77.

283. Плешанов А.С., Морозова Т.И. Микромицеты пихты сибирской и атмосферное загрязнение лесов. Новосибирск: Гео, 2009. 115 с.

284. Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. М., 1976. С. 115–117.

285. ПНД Ф 16.1:2.3:3.11–98. Методика выполнения измерений содержания металлов в твердых объектах (почва, компосты, кеки, осадки сточных вод, пробы растительного происхождения) методами спектрометрии с индуктивно связанной плазмой (41 элемент).

286. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М., Наука, 1976. 507 с.

287. Подзоров Н.В. Влияние задымления воздуха на качество семян сосны обыкновенной // Лесное хозяйство. 1965. № 7. С. 47–49.

288. Подзоров Н.В. Накопление соединений серы в хвое сосны под влиянием дымовых выбросов. М., Лесная промышленность, 1972. С. 29–31.

289. Пожидаева И.М., Буторина А.К., Исаков Ю.Н. Нарушения в мейозе при микроспорогенезе и уровень фертильности у сосны обыкновенной // Половое размножение хвойных растений. Новосибирск, 10-12 сент. 1985г. С. 31.

290. Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высшая школа, 1989. 464 с.

291. Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ /отв. ред. О. Л. Воскресенская. Йошкар–Ола, Марийский государственный университет. 2006. 325 с.

292. Поликарпов Н.П., Чебакова Н.М., Назимова Д.И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск, Наука, 1986. 226 с.

293. Поляков П.П. Заметка о высокогорной форме *Abies sibirica* Ledeb. в пределах Алтая // Журнал Русского ботанического общества. 1931. Т. 16, № 5-6. С. 473–478.

294. Пономарев А.Н., Демьянова Е.И. Опыление // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5(1). С. 55–77.

295. Попов В.В. Изучение состояния естественнного возобновления и оставения семенников на концентрированных лесосеках в лесах в условиях конной и механизированой трелевки (рукопись). 1940.

296. Поповичев Б.Г. Влияние газов, выбрасываемых промышленными предприятиями, на показатели качества сосны обыкновенной и березы пушистой // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение. Л., 1980. № 9. С. 59–62.

297. Правдин Л.Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., 1975. 198 с.

298. Правдин Л.Ф., Полозова Л.Я. Освязи генетики и селекции с задачами исследования репродуктивных процессов // Половая репродукция хвойных. Матер. I Всесоюз. Симп.16-20 апреля 1973г. Новосибирск: Наука, сиб. отд., 1973. С. 7–12.

299. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М., I960. 199 с.

300. Прожерина Н.А. Морфофизиологическая диагностика состояния хвойных в условиях фэротехногенного загрязнения: На примере Архангельского промышленного узла. Автореф. дис…канд. биол наук. 03.00.16. Архангельск, 2001. 20 с.

301. Протопопов В.В. Средообразующая роль темнохвойного леса. Новосибирск, Наука, 1975. 328 с.

302. Пучковский С.В.Эволючия биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционом пространстве-времени. Ижевск: издательство «Удмуртский университет». 2013. 444 с.

303. Раздорский В.Ф. Анатомия растений. М., 1949. 524 с.

304. Размологов В.П., Цингер Н.В. Гистохимическая характеристика физиологической эволюции пыльцы *Gymnospermae* // Биохимия и филогения растений. М., 1972. С. 198–218.

305. Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М, 1984. 272 с.

306. Рождественский Ю.Ф. Особенности микроспорогенеза сосны обыкновенной на Урале и его зависимость от экологических факторов // Экология. 1974. № 1. С. 49−53.

307. Рождественский Ю.Ф. Изменчивость мужского гаметофита сосны обыкновенной на Урале: Автореф. дисс.. канд. биол. наук. 03.00.05-Ботаника. Свердловск, 1975. 32 с.

308. Рождественский Ю.С. Жизнеспособность мужского гаметофита ели сибирской и лиственницы сибирской в районах Крайнего Севера Западной Сибири // Цитолого–эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений. Киев, 1982. С. 326–327.

309. Рожков А.С., Михайлова Т. А. Действие фторсодержащих эмиссий на хвойные деревья. Новосибирск, Наука, 1989. 155 с.

310. Рожков А.С, Морозова Т.И. Роль черного пихтового усача в Прибайкальских темнохвойных лесах, ослабленных техногенными выбросами // Экологическая роль горных лесов. Бабушкин, 1986. С. 162–163.

311. Романова Е.Н. Микроклиматическая изменчивость основных элементов климата. Л., Гидрометеоиздат, 1977. 279 с.

312. Романовский М.Г. Политения и гистогенез у деревьев. М.-Тула. 2014. 123с.

313. Рысин А.П., Манько Ю.И., Бебия С.М. Пихтовые леса России. М: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 197 с.

314. Рябинков А.П. Изменчивость плодоношения пихты сибирской в Салаире // Биология семенного размножения хвойных Западной. Новосибирск, 1974. С.87–95.

315. Рябинков А.П. Плодоношение пихты сибирской на Салаире. Автореф. … канд. дис.канд биол. наук: 03.00.05. Красноярск, 1977. 24 с.

316. Сабинин Д.А. Минеральное питание растений. М.-Л., 1940. 307 с.

317. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М., Наука, 1963. 196 с.

318. Сабинин Д. А. Избранные труды по минеральному питанию растений. М: Наук. 1971. С. 483-494.

319. Савченко А.М Возобновление пихтовых лесов. Москва: Лесная пром-сть, 1970. 97 с.

320. Санина Н.Б., Чупарина Е.В., Нестерова *А.А*. Химический состав растительности Байкальского биосферного заповедника (в связи с проблемой деградации пихтовых лесов северного склона хр. Хамар-Дабан) // Сибирский экологический журнал. 2004. № 1. С. 57-65.

321. Санитарные правила в лесах, 2017. URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001201705290016?index=2&rangeSize=1.

322. Светлов П.Г. Физиология (механика) развития. Т. 1. Процессы морфогенеза на клеточном и организменном уровнях. Ленинград, Наука, 1978а. 279 с.

323. Светлов П.Г. Физиология (механика) развития. Т.2. Внутренние и внешние факторы развития. Ленинград, Наука, 1978б. 263 с.

324. Селекция лесных пород. Гос ком. СССР по лесн. хозяйству. М., Лесн. промышленность, 1982. 368с.

325. Селочник Н.Н. Факторы деградации лесных экосистем // Лесоведение. 2008. № 5. С. 52–60.

326. Семерикова, С.А., Семериков В.Л. Генетическая изменчивость и дифференциация популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) по аллозимным локусам // Генетика. 2006. Т. 42. № 6. С. 783–792.

327. Семерикова С.А., Семериков В.Л.Мультигеномная история рода *Abies* // Экология и эволюция: новые горизонты: материалы Международного симпозиума, посвященного 100–летию академика С. С. Шварца (1-5 апреля, 2019, г. Екатеринбург). Екатеринбург, Гуманитарный университет, 2019. С.336–337.

328. Сергейчик С.А. Устойчивость и поглатительная способность древесных растений к газообразным загрязнителям атмосферы в условяих Белоруссии. Минск. 1988. 526 с.

329. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., Высшая школа. 1962. 378 с.

330. Серегин И.В., Кожевникова А.Д. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // Физиология растений. 2006. Т. 53, № 2. С. 285–308.

331. Синнот Э. Морфогенез растений / Пер. с англ. М., Наука, 1963. 603 с.

332. Смит А.Г. Основы гравитационной биологии // Основы космической биологии и медицины. Т. 2. Кн. 1. М., Наука, 1975. С .141–176.

333. Смит Д.М. Эволюция полового размножения / Пер с англ. к.ф-м.н. А.Д.Базыкина. М., Мир, 1981. 273 с.

334. Смит У.Х. Лес и атмосфера. М., 1985. 430 с.

335. Собчак Р.О., Дегтярева О.Н., Астаурова Т.П. Комплексная оценка состояния пихты сибирской в условиях городоской среды // Хвойные бореальной зоны. 2004. Вып. 2. С. 100–109.

336. Солбриг О., СолбригД. Популяционная биология и эволюция / Пер. с англ. Штилькинда Т.И.; Под ред. и с пред. А.Д.Базыкина. М., Мир, 1982. 488с.

337. Солнцева М. П., Глазунова К. П. Влияние промышленного и транспортного загрязнения на репродукцию семенных растений // Журнал общей биологии. 2010. Т.71, № 2. С. 163–175.

338. Соснихина С.П., Смирнов В.Г., Михайлова Е.И., Егорова Л.Ф. Нарушение гомологичного синапсиса у мейотических мутантов диплоидной ржи // Генетика. 1994а. Т. 30, № 4. С. 488–494.

339. Соснихина С.П., Федотова Ю.С., Смирнов В.Г., Михайлова Е.И., Богданов Ю.Ф. Изучение генетического контроля мейоза у ржи // Генетика. 1994б. Т.30, № 8. С. 1043–1056.

340. Ставрова Н.И. Влияние атмосферного загрязнения на семеношение хвойных пород // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. Л., 1990. С. 115–121.

341. Ставрова Н.И., Лянгузова И.В., Чертов О.Г. Реакция всходов ели сибирской на загрязнение почв серой и тяжелыми металлами // Экологические и физиолого–биохимические аспекты толерантности растений. Таллин, 1986. С. 51–53.

342. Стаканов В.Д. 1990. Распределение органического вещества в различных частях деревьев сосны обыкновенной // Лесоведение. №4. С. 25–33.

343. Степень Р. А., Коловский Р.А., Калачева Г.С. Влияние техногенных выбросов на состояние пригородных лесов Красноярска // Экология. 1996. № 6. С. 410–414.

344. Сторожев В.П., Третьякова И.Н., Бажина Е.В., Мельков А.П., Кобзарь Д.Н., Чумаков С.В. Оценка жизненного состояния кедровых и пихтовых лесов ООПТ Алтае–Саянского региона // Мониторинг биоразнообразия на особо охраняемых природных территориях Алтае–Саянского региона. Науч. тр. Ассоциации заповедников и национальных парков Алтае-Саянского экорегиона. /отв. ред Е.С. Анкипович. Новосибирск, изд-во СО РАН, 2008. Вып 1. С. 62–68.

345. Судачкова Н.Е. Метаболизм хвойных и формирование древесины. Новосибирск, Наука, Сиб отд-ние, 1977. 230 с.

346. Сухарева Т.А., Лукина Н.В. Химический состав и морфометрические характеристики хвои ели сибирской на Кольском полуострове в процессе деградационной сукцессии лесов // Лесоведение. 2004. № 2. С. 36–43.

347. Скупченко В. Б. Развитие генеративных почек ели Шренка // Лесоведение. 1970. № 6. С. 83–89.

348. Таирбеков М.Г. Гравитационная биология клетки (теория и эксперимент). М., 1997. 128 с.

349. Тараканов В.В., Агафонов Г.М., Максимов В.В., Ситников Л.Г. Количественная оценка степени охвоения ветвей у пихты сибирской в условиях промышленного загрязнения (Южное Прибайкалье) // Охрана и воспрозводство животных и растений в Прибайкалье. Иркутск, 1987. С. 3–8.

350. Терехин Э.С. Научный статус репродуктивной биологии растений// Проблемы репродуктивноой биологии семенных растений. Тр. БИН РАН. Вып. 8. Спб., 1993. С. 3–7.

351. Терехин Э.С. Семя и семенное размножение. Спб., Мир и семья, 1996. 376с.

352. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М., Наука, 1969. 407 с.

353. Типы лесов гор Южной Сибири / В.Н. Смагин Д.И., А.И. Ильинская, Д.И. Назимова, И.Ф. Новосельцева, Ю.С. Чередникова. Новосибирск, Наука, 1980. 336с.

354. Тренин В. В. Цитоэмбриология лиственницы. Л., Наука, Ленингр отд-ние. 1986. 88 с.

355. Тренин В.В. Введение в цитоэмбриологию хвойных. Петрозаводск, Карельский филиал АН СССР, Институт леса, 1988. 152 с.

356. Тренин В. В. Ультраструктурная эмбриология хвойных. Препринт. Петрозаводск, 1991. 46 с.

357. Тренин В.В. Особенности репродукции видов семейства *Pinaceae* Lindl. в условиях северо-запада таежной зоны России: на примере Карелии. Автореф. дисс … докт. биол. наук. Петрозаводск, 2010. 35 с.

358. Тренин В. В., Кищенко И. Т. Мейоз и развитие пыльцы у ели в условиях интродукции // Известия высших учебных заведений. Лесной журнал. 1993. №5-6. С. 19-22.

359. Третьякова А.В., Демина Е.А., Рекославская Н.И., Саляев Р.К., Столбиков А.С. Особенности получения каллусной культуры пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. // Известия Иркутского государственного университетаю Сер. «Биология. Экология». 2014. Т. 10. С. 11-23.

360. Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных. Физиологические аспекты. Новосибирск, Наука. Сиб. отд-ние, 1990а. 157 с.

361. Третьякова И.Н. Эмбриолого-физиологические основы семеношения хвойных в Сибири. Дисс… д. б. наук. Красноярск. 1990б. 428 с.

362. Третьякова И.Н., Бажина Е.В. Жизнеспособность пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири // Экология. 1994. № 6. С. 20–28.

363. Третьякова И.Н., Бажина Е.В. Морфоструктура кроны и состояние генеративной сферы у пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах близ озера Байкал // Известия РАН. Сер. Биологическая. 1995. № 6. С.685–692.

364. Третьякова И.Н., Бажина Е.В. Семенная продуктивность макростробилов и качество семян у пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор Южной Сибири // Экология. 1996. № 6. С. 430–436.

365. Третьякова И.Н., Бажина Е.В. Качество пыльцы пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах озера Байкал // Лесоведение. 1999. № 4. С. 30–38.

366. Третьякова И.Н., Бажина Е.В., Пахарькова Н.В., Сторожев В.Н. Состояние пихтово-кедровых лесов природного парка "Ергаки" и их флуоресцентная диагностика// Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. XXV, № 3–4. С. 237–243.

367. Третьякова И.Н., Зубарева, О.Н., Бажина Е.В. Влияние загрязнения среды окислами серы на морфоструктуру кроны, генеративную сферу и жизнеспособность пыльцы у пихты сибирской в Байкальском регионе // Экология. 1996. № 1. С.17–23.

368. Третьякова И.Н., Ларионова Н.А., Бажина Е. В. Жизнеспособность и содержание фитогормонов в пыльце пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах гор южной Сибири // Лесоведение. 2003. № 4. С. 36–41.

369. Третьякова И.Н., Пак М.Э. Соматический полиэмбриогенез *Larix sibirica* в эмброгенной культуре in vitro // Онтогенез. 2018. Т. 49. С. 1–13.

370. Тропина Е.Ф. Загрязнение почв в заповеднике «Столбы» // Летопись природы государственного заповедника «Столбы» за 2016 год. Красноярск, 2017. С. 1–178.

371. Тулус Х.Х., Тамм Ю.А. Содержание азота, фосфора, калия и кальция в хвое сосны обыкновенной // Лесоведение. 1990. № 4. С. 58–63.

372. Тюлина Л.Н. О типах поясности на западном и восточном побережье Северного Байкала // Геоботанические исследования на Байкале. М., 1967. С. 5–43.

373. Тюлина Т.Н. Влажный Прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск: Наука, 1976. 320 с.

374. Урбанавичене И.Н. Урбанавичюс Г.П., Ходжер Т.В.Мониторинг загрязнения атмосферных осадков в Байкальском биосферном заповеднике // Проблемы экологического мониторинга. Глобальные и региональные последствия изменений окружающей среды и климата: материалы X Байкальской школы-семинара. Байкальск: ИЭТ, 1998. С. 181–187.

375. Успенская Ж.В., Кретович В.Л. Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений. М.-Л: Изд-во АН СССР, 1962. 84 с.

376. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост и дифференцировка растений / Пер. с англ. к.ф.-м.н. Штилькинда. Под ред. к.ф.-м. н. Базыкина М.: Мир, 1982. 512 с.

377. Ушакова В.Г., Шпигун О.Н., Старыгин О.И. Особенности химических превращений НДМГ и его поведение в объектах окружающей среды: научное издание // Ползуновский вестник. 2004. № 4. С. 177–184.

378. Фалалеев Э.Н. Пихтовые леса Сибири и их комплексное использование. Москва. 1964. 166 с.

379. Фалалеев Э.Н. Пихта. Москва: Лесн. Пром-сть, 1982. 85 с.

380. Федорова А. И., Никольская А. Н. Практикум по экологии и охране окружающей среды / Под ред. В. И. Федотова. Воронежский государственный университет. Воронеж, ВГУ, 1997. 304 с.

381. Федорков А.Л. Половая репродукция сосны обыкновенной при аэротехногенном загрязнении в условиях Субарктики // Лесной журнал. Известия Вузов. 1992. № 4. С. 60−64.

382. Федорков А.Л. Влияние аэротехногенных воздействий на сохранность семяпочек и развитие зародыша сосны обыкновенной // Лесоведение. 1994. № 5. С. 36−42.

383. Федорков А.Л. Микроспорогенез сосны при загрязнении среды в Российской Лапландии // Лесной журнал. Известия Вузов. 1995. № 1. С. 45−48.

384. Федорков А. Л. Качество семян ели сибирской на Кольском полуострове в условиях аэротехногенного загрязнения // Лесоведение. 1997. № 6. С. 50–53.

385. Федорков А.Л. Репродукция сосны обыкновенной в условиях техногенного загрязнения // Экология таежных лесов. Сыктывкар, 1998. С. 230.

386. Феофраст. Исследование о растениях. М.-Л., 1951. 591 с.

387. Флоренсов Н.А., Олюнин В.Н. Рельеф и геологическое строение // Предбайкалье и Забайкалье. М., Наука, 1965. С. 23–90.

388. Фитотоксичность органических и неорганических загрязнителей / В.П. Тарабрин, Е.Н. Кондратюк, В.Г. Башкатов и др. Киев, Наукова Думка, 1986. 216с.

389. Хромов С.П. Метеорология и климатология для географических факультетов. Л., Гидрометеоиздат, 1983. 3–е изд. 456 с.

390. Хромова Л. В. Эмбриологические процессы в неоплодотворенных семяпочках сосны быкновенной при ксеногамии // Лесоведение. 1985. № 2. С. 47−52.

391. Цаценко Л. В., Синельникова А. С.Пыльцевой анализ в селекции растений // Политематический сетевой электронный научный журнал «Кубанский государственный аграрный университет». 2012. № 03 (077). С. 88–98. URL: http://ej.kubagro.ru.

392. Цвелев Н.Н. О значении гибридизации в эволюции высших растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции (ред. Т.Б. Батыгина). Санкт-Петербург, 2000. С. 137–141.

393. Цингер Н.В., Размологов В. П. Эволюция мужского гаметофита голосеменных // Биохимия и филогения растений. М., Наука, 1972. С. 163-198.

394. Чавчавадзе Е.С. Древесина хвойных. Л.: Наука, 1979. 190 с.

395. Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н. Гормональная регуляция проявления пола у растений // Ботанический журнал. 1980. Т. 65, № 2. С.153–172.

396. Чебаненко Б.Б. Влияние ближнего и дальнего переноса техногенных выбросов на загрязнение оз. Байкал // География и природные ресурсы. 1988. № 4. С. 79–83.

397. Чередникова Ю.С. Леса Восточного Саяна // Леса СССР. Т. 4. М. 1969. С. 308–317.

398. Черненькова Т.В. Реакция лесной растительности на промышленное загрязнение. М, Наука, 2002. 191 с.

399. Черненькова Т.В. Закономерности аккумуляции тяжелых металлов сосной обыкновенной фоновых и техногенных местообитаний // Лесоведение. 2004. №2. С. 25–35.

400. Чиков В.И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М: Наука, 1987. 188 с.

401. Шамров И.И. Семязачаток цветковых растений: строение, функции происхождение // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. М: Товарищество науч. изд. КМК / под ред. Т. Б. Батыгиной. 2000. 350 с.

402. Шамров И.И. Транспорт метаболитов и возможные причины образования аберрантных семязачатков // Ботанический журнал. 1994. Т. 90, № 11. С.1651–1675.

403. Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск, Ойкумена. 342 с.

404. Шкарлет О.Б. Влияние дымовых газов на формирование репродуктивных органов сосны обыкновенной (на примере одного из медеплавильных предприятий Урала): Автореф. дис… .канд. биол. наук. Свердловск: Ин–т экологии, 1974. – 20 с.

405. Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М., Наука, 1983. 360 с.

406. Шуляковская Т.А., Успенская Л.Н. Содержание азота в побегах сосны разной сексуализации // Лесоведение. 1992. №2. С. 26–31.

407. Шумилова Л.В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 453 с.

408. Щербакова М.А. Определение качества семян хвойных пород рентгенографическим методом. Красноярск, 1965. 35 с.

409. Эдомский О.И. Экологический морфогенез у пихты сибирской // Леса и древесные породы Северного Казахстана. Л. Наука, Ленинградское отделение. 1974. С. 74–76.

410. Эзау К.1980. Анатомия семенных растений. Пер. с англ. М., Мир. 558 с.

411. Экарт, А.К. Эколого-генетический анализ популяций пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). Автореф. …канд. биол. наук. Красноярск, 2006. 17 с.

412. Экологический паспорт Козульского района. Красноярск: Центр реализации мероприятий по природопользованию и охране окружающей среды Красноярского края, 2017. URL: krasecology. ru/EcoPassport/Index/21

413. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 1. Генеративные органы цветка (ред. Т.Б. Батыгина). Санкт-Петербург, 1997. 363с.

414. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции (ред. Т.Б. Батыгина). Санкт-Петербург, 2000. 639 с.

415. Юдин Ю.П. Распространение кедра в Вымско-Вычегодской области Коми (бассейн рр. Вишеры и Весляны) // Ботанический журнал. 1937. № 2. С. 200–208.

416. Яковлев А.В. О влиянии низких температур на микроспорогенез сосны обыкновенной // Лесоведение. 1978. № 6. С. 51−55.

417. Яновский В.М. К вопросу о причинах возникновения вспышки масового размножения большого черного усача в пихтарниках Хамар–Дабана // Экологическая роль горных лесов. 1986. С.183–184.

418. Adam D. Gravity measurement: Amazing grace // Nature. 2002. V. 416 (6876). P. 10–11. URL: 10.1038/416010a.

419. Aderkas P. von, Rouault G., Wagner R., Chiwocha S., Roques A. Multinucleate storage cells in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco) and the effect of seed parasitism by the chalcid *Megastigmus spermotrophus* Wachtl // Heredity. 2005. V. 94, N 6. P. 616–622.

420. Aderkas P. von, Rouault G., Wagner R., Rohr R., Roques A. Seed parasitism redirects ovule development in Douglas fir // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2005. V. 272, N 1571. P. 1491–1496.

421. Alinger E., Kremer W.L. Zuwachsuntersuchungen a gesunden und geschadigten Fichten und Tannen auf aften Praxiskalkungsflachen // Forsw. Cbl. 1985. V. 104, N 6. P. 360–372.

422. Allen G.S.Origin and development of the ovule in Douglas fir // Forest Science. 1963. V. 9. P. 386–393.

423. Allen G.S., Owens J.N. The Life History of Douglas Fir. Environment Forestry Service, Ottawa. 1972. 139 p.

424. Almeida-Muradian L.B., Pampolina L.C., Coimbra S., Barth O.M. Chemical composition and botanical evaluation of dried bee pollen pellets // Journal of Food Composition and Analysis. 2005. V. 18 (1). P 105–111. URL: www. researchgate.net/publication/228349366_Pollen_composition_and_standardisation_of _analytical_methods

425. Andersson B. After–effects of maternal environment on autumn frost hardiness in *Pinus sylvestris* seedlings in relation to cultivation techniques // Tree Physiology. 1994. V.14. P. 313–322. URL://dx.doi.org/10.1093/treephys/14.3.313

426. Andersson E. Temperature – conditioned irregularities in pollen mother cells of *Picea abies* (L.) Karst. // Hereditas. 1980. V.92 (1). P. 27–35.

427. Anonymous D.B. Forschungsbeirat Waldschaden/ Luftverureinigungen Kernforschungszentrum Karlsruhe GmbH. 1989. PF 3640. 7500. Karlsrue 1. FRG.

428. Arista M., Talavera S. Pollen Dispersal Capacity and Pollen Viability of *Abies pinsapo* Boiss. // Silvae Genetica. 1994. V. 43. P.155–158.

429. Arnold von S., Clapham D.H., Abrahamson M. Embryology in conifers. In: Molecular Physiology and Biotechnology of Trees. 2018. P. 157–184.

430. Arnold von S., Sabala I., Bozhkov P. et al. Developmental pathways of somatic embryogenesis / // Plant Cell Tissue Organ Culture. 2002. V. 69. P. 233–249.

431. Assmann E. The principles of Forest Yield Study. Studies of the organic production/ structure, increment and yield of forest stands. / P.W.Davis, ed. 1st edition. 1970. 520p. URL: 10.1016/C2013–0–01587–3

432. Avanzi S., Cionini P.G. A DNA cytophotometric investigation on the development of the female gametophyte *of Ginkgo biloba* // Caryologia. 1971. V. 24. P. 105–116.

433. Bach W. "Waldsterben" our dying forests. Part III. Forest Dieback: extent of damages and control strategies // Experientia. 1985. V.41, N 9. S. 1095-1104.

434. Ballach H.J. Waldschaden und ihre moglichen ursachen // Gluck auf. 1984. Bd.120, N 15. S. 983–987.

435. Barrett S.C., Colautti R.I., Eckert C.G. Plant reproductive systems and evolution during biological invasion // Molecular Ecology. 2008. V. 17. P. 373–383.

436. Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. 2007. V. 99. P. 375–407.

437. Bauch J., Klein P., Fruhwald A., Brill H. Alterations of wood Characteristics in *Abies alba* Mill. Due to "fir–dying" and considerations concerning its origin// European Journal Forest Pathology. 1979. N 9. P. 321.

438. Bazhina E.V. *Abies sibirica* male reproductive cones developmental shift at introduction // Open Journal Ecology. 2014a. P. 311–320.

439. Bazhina E.V. Siberian fir (Abies sibirica Ledeb.) pollen viability at the V.N. Sukachev institute of forest arboretum. In: European Botanic Gardens in a Changing World: Insights into Eurogard VI. / Eds. by: Nikos Krigas, Giorgos Tsoktouridis, Catherine-Margaret Cook, Photini Mylona & Eleni Maloupa. Thessaloniki, Balkan Botanic Garden of Kroussia (Hellenic Agriculture Organisation-Demeter) and the Botanic Gardens Conservation International. 2014b. P. 63–74.

440. Bazhina E.V. Siberian fir seed productivity in V.N. Sukachev institute of forest arboretum, Russia. Abstr. of EuroGard VII. European Botanic Gardens in the Decade on Biodirversity Challenges and responsibilities in the countdown towards 2020/ Eds. by E. Joly, D. Larpin, M. Delmas, B. Carmine. 2015. P. 122–123.

441. Bazhina Elena V. Pollen Viability of White Birch (Betula Pendula Roth.) in Polluted Areas of Siberia // Environment Analysis and Ecological Studies. 2019. V. 5(1). P. 471-473. URL: 10.31031/EAES. 2019. 05.000603.

442. Bazhina E.V., Kvitko O. V., Muratova E.N., *Abies sibirica* Ledeb. meiosis during microsporogenesis in disturbed forest ecosystems // Forest Science and Technology. 2007. V. 3, N 2. P. 95–100.

443. Bazhina E.V. Kvitko O. V., Muratova E. N. Meiosis at Microsporogenesis in Siberian Fir (Abies Sibirica Ledeb.) in Natural Population and in an Arboretum // Eur. J. of Forest Research. 2008. V.11–1. P. 41–49.

444. Bazhina Elena, Kvitko O.V., Muratova E.N. Peculiarities of Abies sibirica Ledeb. pollen development in the West Sayan mountains // Phytomorphology. 2009. V. 59 (1&2). P. 41–46.

445. Bazhina E.V., Kvitko O.V., Muratova E.N. Specific Features of Meiosis in the Siberian Fir *(Abies sibirica* Ledeb.) at the the V.N. Sukachev Institute of Forest Arboretum // Biodiversity Conservation. 2011. V. 20. P. 415–428.

446. Batllori E., Lloret F., Aakala T., et al. Forest and woodland replacement patterns following drought-related mortality // Proc. Natl. Acad.710Sci. 2020. V. 117,N. 47. P. 29720–29729. URL:10.1073/pnas.2002314117

447. Becker M. The role of climate on present and past vitality of silver fir in the Voeges mountains of northeastern France // Canadian Journal of Forest Research. 1989. V. 19. P. 1110–1117.

448. Beda H. Der Einfluss einer SO_2–Begasung auf Bildung und Keimkraft des Pollens von Weisstanne Abies alba Mill.// Eigdg. Anst. Forstl. Versuchswes Mitt. – 1982. Vol.58. P. 165–223.

449. Benoit L.F., Skelly J.M., Moore L.D., Dochinger L.S.The influence of ozone on *Pinus strobus* L. pollen germination // Canadian Journal of Forest Research. 1983. Vol.13, N 1. P. 184–187.

450. Benson M. X. Miadesmia membranacea, Bertand; a new Palœozoic Lycopod with a seed-like structure // Philosophical Transactions of the Royal Society. 1908. V. 199. P. 251–261.

451. Berchtold R., Alcubilla M., Foerst K., Rehfuess K.E. Standortskundliche Studen zum Tannensterben: Kronen- und Stammerkmale von Probebaumen aus funf bayerischen Bestanden // European Journal of Forest Pathology. 1981. V. 11, H. 4. S. 233–243.

452. Bergman F., Scholz F. Selection effects of air pollution in Norway spruce (*Picea abies*) populations. // Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations. Proc. of the Joint Meeting of the IUFRO Working Parties Genetic Aspects of Air Pollution and Ecological Genetics. Biochemical Genetics. Berlin. Heidelberg. New York. London. Paris. Tokio. Hong Kong, 1987. Springer-Verlag. P. 77–88.

453. Bernard C. Lectures on the phenomena of life common to animals and plants. V.1. // Hoff H.E., Guillemin R., Guillemin L. (1878). Trans. Spring-field (IL): Charles 1. C Thomas, 1974.

454. Bertrand Ch.E. Anatomie comparee des tiges et des feuilles chez les Gnetacees et les Coniferes // Annal Scince Naturae. 1874. V. 20. P. 5–153.

455. Bérut A., Chauvet H., Legué V. et al., Proceedings of the National Academy of Sciences. 2018. V. 115, N20. P. 5123. doi: 10.1073/pnas.1801895115

Biotechnology and Ecology of Pollen /Eds. Mulcahy D.L., Mulcahy G. B., Ottaviano E. : Proceedings of the International Conference on the Biotechnology and Ecology of Pollen, 9–11 July, 1985, University of Massachusetts, Amherst, MA, USA. 528 p.

456. Bode H. R. Uber den Einfluss der Geoinduction auf die Kationenverteilung in hypocotyl von *Heliantus annus* // Planta. 1959. V. 54. N 1. S. 15–33.

457. Braun-Blanquet, J. Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. 3rd Edition. Springer-Verlag, Berlin, 1964. 631. URL: 10.1007/978–3–7091–8110–2

458. Buchholz J.T. Suspensor and early embryo of *Pinus* // Botanical Gassette. 1918. V. 66. P. 185–228.

459. Buchholz J.T. Embryo development and polyembryony in relation to the phylogeny of conifers // American Journal of Botany. 1920 V. 7. P. 125–145.

460. Buchholz J.T. Origin of clivage polyembryony in Conifers // Botanical Gassette. 1926. V. 81. P. 3571.

461. Buchholz J.T. Une comparison de l'embryogenie de *Picea* et *Abies* // Madroño. 1942. V. 6. P. 156–167.

462. Burdon J.J. and Thrall P.H., Spatial and Temporal Patterns interns in Coevolving Plant and Pathogen Associations // The American Naturalist. 1999. V. 153. P.15-33.

463. Burschel P., el Kateb H., Huss J. *et al.* Die Verjüngung im Bergmischwald // Forstw. Cbl. 1985. V. 104. P. 65-100. URL:10.1007/BF02740705

464. Büyükkartal H. N., Cölgecen H., Marasa B. Development of anther wall throughout microsporogenesis in *Vitis vinifera* L. cv. Cavus // International Journal Agricultural Biology. 2005. V. 7. N 4. P. 616–620.

465. Camefort H. Etude en mocroskopic electrounique de la fecondarion et de la premlier mitose du zygot chez le Pinus laricio Poir var Austria Ca (*P. nigra* Arn) // Can. R. Acad. Sci. Paris. 1965. V. 261. P. 4479–4482.

466. Camefort H. Fecondation et proembryogenese chez les Abietacees (notion de neocytoplasme) // Rev. Cytol. Biol. veg. 1969. V. 32. P. 253–271.

467. Camefort H. Sur l'evolution de l'appareil vacuolaire dans la cellule centrale et l'oosphere du *Criptomeria japonica* D.Don (Taxodiacees) // Ann. Univ. ARERS (Reims). 1971. V. 9. P. 16–21.

468. Camerlynck R., Kiekens L. Problems Encountered with Sampling of Plants for ICP Trace Element Analysis // Environmental Science: the study of interrelatioships. W.C. Brown, 1986. 537 p.

469. Cannon WB. Stresses and strains of homeostasis // Am J Med Sci. 1935. V. 189 (1). P. 13-14. URL: 10.1097/00000441-193501000-00001.

470. Carrière E.A. Traité général des conifères ou déscription de toutes les espèces et variétés aujourd hui connues, avec leur synonymie, l'indication des procédés de culture et de multiplication qu'il convient de leur appliquer. Publ. by author. Paris, 1867. 910 p.

471. Chamberlain C. J. Gymnosperms: structure and evolution. Chicago: Illinois, 1935. 484 p.

472. Chandler C., Mavrodineanu S. Meiosis in Larix laricina Koch // Contrib. Boyce Thompson Inst., 1965. V. 23(4). P. 67–76.

473. Chaney W.R., Strikland R.C. Effect of cadmium and Sulphur dioxide on pollen germination// Proc. 3rd North Amer. biol. workshop. 1974. P. 372–373.

474. Chen Jiayue, Renbo Yu, Na Li, et al. Amyloplast sedimentation repolarizes LAZYs to achieve gravity sensing in plants // bioRxiv 2023.04.17.537121. URL: 10.1101/2023.04.17.537121

475. Chen Y., Müller F., Rieu I., Winter P. Epigenetic events in plant male germ cell heat stress responses // Plant Reproduction. 2016. V. 29. P. 21–29. URL:10.1007/s00497-015-0271-5

476. Cheng T.Y. () Adventitious bud formation in culture of Douglas fir (*Pseudotsuga menziessi* [Mirb] Franco) // Plant Science Letter. 1975. V. 5. P. 97–102.

477. Chesnoy L. Sur l'origine du cytoplasme des embryons chez le *Biota orientalis* Endl. (Cupressaceae) // C. r. Acad. sei. 1969a. V. 268, N 15. P. 1921–1936.

478. Chesnoy L. Sur la participation du gamete male a la constitution du cytoplasme de l'embryon chez lë *Biota orientalis* Endl. // Rev. cytol. Et boil. veg. 1969b. V. 32, Fasc. 3–4. P. 273–294.

479. Chesnoy L. Etude cytologique des gametes, de la fécondation et de la proembryogenese chez le *Biota orientalis* Endl. Observation en microscopie photonique et électronique. I. Le gamete femalle // Loid 1971a. V. 34. P. 257–304.

480. Chesnoy L., Thomas M.J. Electron microscopy studies on gametogenesis and fertilization in gymnosperms // Phytomorphology. 1971б. V. 21. P. 50–63.

481. Chesnoy, L. La reproduction sexuée des Gymnospermes // Bulletin of the Botanical Society of France, 1987. V. 134. P. 51–56.

482. Chira E. Pollen grains of *Pinus edulis* with more than the haploid number of chromosomes // Silvae Genetica. 1965. V.16. P. 14–18.

483. Chira E. The development of pollen with more than the haploid chromosome number in Pinus sylvestris // Biologia. 1973. V. 28, N 7. P. 515–527.

484. Chowdhary C.R. The embryogeny of conifers: a review // Phytomorphology. 1962. V. 12. P. 313–338.

485. Christiansen H. On the effect of low temperature on meiosis and pollen fertility on *Larix deciduas* Mill. // Silvae genet. 1960. V. 9, N 3. P. 72–78.

486. Colwell R.N. The use of radioactive isotopes in determing spore distribution partens// American Journal of Botany. 1951. V. 38. P. 511–523.

487. Coulter J.M., Chamberlain C.J. Morphology of Gymnosperms. Chicago Univ. Press, Chicago. 1907. 458 p.

488. Cowling E.B. Regional decline of forest in Europe and North America: The possible role of airborne chemical // Aerosols: Res. Risk Assess. and contr. strateg: Proc. 2nd US–Dutch. Int. Symp., Wiliansburg 5a, 1986. P. 855–864.

489. Cox R.M. Sensitivity of forest plant reproduction to long range transported air pollutants. In vitro and sensitivity of pollen to simulated acid rain // New Phytologist. 1983. V. 95, N 2. P. 296–276.

490. Cox R.M. Sensitivity of forest plant reproduction to long range transported air pollution: in vitro sensitivity of pollen to simulated acid rain // New Phytologist. 1984. V. 97. P. 63–70.

491. Cox R.M. Natural variation in sensitivity of reproductive processes in some boreal forest trees to acidity // Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations. Proc. of the Joint Meeting of the IUFRO Working Parties Genetic Aspects of Air Pollution and Ecological Genetics. Biochemical Genetics. Berlin. Heidelberg. New York. London. Paris. Tokio. Hong Kong. Springer-Verlag, 1987. P. 77–88.

492. Debazac E.F. Observations sur le debourrement et la croissanceen laungueur de quelques especes de sapin // Rev. For. Fr. 1965. V. 2. P. 120–130.

493. Debkov N. M., Aleinikov A. A., Gradel A, Bocharov A. Yu., Klimova N. V., Pudzha G. I. (2019) Impacts Of The Invasive Four-Eyed Fir Bark Beetle (Polygraphus Proximus Blandf.) On Siberian Fir (Abies Sibirica Ledeb.) Forests // Southern Siberia. Geography, Environment, Sustainability. 2019. V.12, No 3. P. 79-97. URL: 10.24057/2071-9388-2019-35

494. Deepak Ohri, Shubhi Rastogi. Sex determination in gymnosperms // Nucleus (India). September 2019. URL: 10.1007/s13237–019–00297–w

495. Dickinson H. G., Bell P. R. The fine structure of a peritapetal membrane investing the microsporangium of *Pinus banksiana* // New Phytologist. 1970a. Vol.69. P. 1065–1068.

496. Dickinson H. G., Bell P. R. The role of the tapetum in the formation of sporopollenin-containing structures during microsporogenesis in Pinus banksiana // Planta. 1970b. V. 107, N.3. P. 205–215.

497. Dickinson H.G., Bell P.R. Development of the tapetum in *Pinus banksiana* preceding sporogenesis // Annal Botany. 1976. V. 40. P. 103–113.

498. Dickmann D.I., Kozlowski T.T. Mobilization and incorporation of photoassimilated C14 by growing vegetative and reproductive tissue of adult *Pinus resinosa* Ait. Tree // Plant. Physiol. 970. V. 45. P. 284–289.

499. Dogra P. Observation of *Abies pindrow* with a discussion on the question of occurrence of apomixes in gumnosperm // Sylvae genetica. 1966. V.15. N. 1. P.11–20.

500. Dogra P. D. Morphology, development and nomenclature of conifer embryo // Phytomorphblogy. 1976. V. 28, N. 3. P. 307–322.

501. Donaubauer E. On the decline of Fir (Abies densa Griff.) in Bhutan. Forest decline in the Atlantic and Pacific region / R.F. Huettl, D. Mueller-Dombois (eds.). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1995. P. 332–337.

502. Dopp W. Uber die Wirkung der Schwefligen Suaure auf Blutenograne. Ber. // Bot. gaz. 1931. V.49. P. 173–221.

503. Doyle J. Proembryogeny in *Pinus* in relation to that in other conifers – a survey // Proc. Roy. Irish Acad. I963. V. 62B. P. 181–216.

504. Doyle J., Brennan M. Cleavage polyembryony in conifers and taxads – a survey II. *Cupressaceae*, *Pinaceae* and conclusions // Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. Ser. A. 1971. V. 4, N. 6. P. 57–88.

505. Doyle J., Kane A. Pollination *in Tsuga pattionata* and species of *Abies* and *Picea*// Sci. Proc. R. Dublin Soc. Ser. A. 1943. V. 23. P. 57–71.

506. Durzan don J. Monozygotic cleavage polyembryogenesis and conifer tree improvement // Цитология и генетика. 2008. № 3. P. 29–46.

507. Durzan don J. Female parthenogenetic apomixis and androsporogenesis in Douglas fir embryonal initials in an artificial cporangium // Sex Plant Reproduction. 2011. V. 24(4). P. 283–296. URL: 10.1007/s00497–011–0171–2

508. DuBay D.T., Murdy W.H. The impact of sulphur dioxide on plant sexual reproduction: *in vivo* and *in vitro* effect compared // Environ. Qual. 1983. V. 12, N. 1. P. 147–149.

509. Duinker P.N. Resolution from the workshop on forest decline and reproduction: Regional and global consequences // Environ. Conserv. 1987. V. 14, N 2. P. 173–174.

510. Eckstein D., Aniol R.W., Bauch J. Dendroklimatologische Untersuchunger zum Tannensterben // Eur. J. For. Path. 1983. N 5-6. P. 279–288.

511. Eis S. Reproduction and reproductive irregulation of *Abies lasiocarpa* and *A. grandis* // Canadian Journal of Botany. 1970. V. 48, N 1. P. 141–143.

512. Engesser R., Forster B., Odematt O. Nicht alle Weisstannen washsen in den Himmel // Wald und Holz. 2000. V. 81. N 4. P. 51–54.

513. EPA 200.7. Trace elements in water, solids, and biosolids by inductively coupled plasma.

514. Eriksson G. Temperature response of pollen mother cells in Larix and its importance for pollen'formation// Studia forest. Suecica. 1968. N. 63. P. 1–131.

515. Eriksson G. Low–temperature induced irregularities in pollen mother cell of *Larix leptolepis* // Stud. For. Suec. 1970. N 85. P. 3–14.

516. Ernst W. H., Bast–Cramer W.B. The effect of lead contamination of soil and air on its accumulation in pollen // Plant Soil. 1980. V. 57. P. 491–496.

517. Facteau T.J., Rowe K.E. Response of sweet cherry and apricot pollen tube growth to high levels of sulfur dioxide // J. Amer. Soc. Hort. Science. 1981. V. 106. P. 77–79.

518. Fagerland F. The initiation and early development of the sporangium in vascular plants // Svensk bot. 1961. V. 55. P. 229–312.

519. Fagerland F. The initiation and primary development of the sporangia and the sporangial-forming organ systems in the genus *Ephedra* L. // Cellule. 1971. V. 68. P. 287–344.

520. Fajardo A., Piper F. I. . How to cope with drought and not die trying: Drought acclimation across tree species with contrasting niche breadth // Functional Ecology. 2021. V. 35. P. 1903–1913. URL: 10.1111/1365-2435.13861

521. Faegri K., Pijl L. V. D. van der. The principles of Pollination Ecology. Oxford: Pergamon Press. 1980. P. 1–244.

522. Farjon A. World Checklist and Bibliography of Conifers. Richmond, U.K.: Royal Botanical Gardens at Kew. 1998. URL: www.conifers.org/refs/farjon98.html.

523. Farjon A., Rushforth K. D. A classification of *Abies* Mill. (Pinaceae) // Notes of the Royal Botanic Garden Edinburgh. 1989. V. 46, N 1. P. 59–79.

524. FAO and UNEP. The State of the World's Forests 2020. Forests, biodiversity and people. Rome. 2020.

525. Favre-Duchartre M. Contribution a l'etude de la reproduction chez *Ginkgo biloba.* // Rev. Cytol. Biol. veg. 1956. V. 17. P. 1–218.

526. Favre-Duchartre M. Contribution a l'etude de la reproduction chez *Cephabtaxus drupacea.* // Rev. Cytol. Biol. veg. 1957. V. 18. P. 305–430.

527. Feder W.A. Reduction in tobacco pollen germination and tube elongation induced by low level of ozone // Science. 1968. V. 160. P. 1122. URL: 10.1126/science.160.3832.1122.

528. Feder W. A. Bioassaying for ozone with pollen systems // Environmental Health Perspective. 1981. V 37. P. 117–123.

529. Feret P.P. Effect of simulated acid rain on reproductive attributes of red spruce (*Picea rubens* Sarg.) // Environmental and Experimental Botany. 1990. V. 30, N 3. P. 309–312.

530. Ferguson M. C. The development of the egg and fertilization in *Pinus strobus* // Biology. Annals of Botany. 1901. Q11, W.3. P. 435–479. URL: 10.1093/OXFORDJOURNALS.AOB.A088827

531. Ferguson M. C. Contribution tp the knowledge of the life history of *Pinus* with specil reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization// Proc. Wash. Acad. Sci. 1904. V. 6. P. 1–202.

532. Fernandez I.J. Air pollution: synthesis of the role of major air pollutants in determing forest health and productivity // Stress physiology and forest productivity. Dordrecht; Boston; Lancaster: Martinus Nijhoff Publ., 1986. P. 217–239.

533. Finer L. Variation in needle nutrient concentrations in the crown of Scot pine on peatland // Sylva Fennica.1994. Vol. 28, N1. P. 41-51. URL:10.14214/sf.a9161

534. Fober H., Giertych M. Effect of grass competition on the growth and mineral nutrition of spruce *Picea abies* Karst // Arboretum Kornickie, 1971. T XVI. P. 81–106.

535. Forbes J. Pinetum woburnense: or, a catalogue of coniferous plants in the collection of the Duke of Bedford at Woburn Abbey, systematically arranged. London, James Moyes, 1839. P. 125.

536. Forest decline and air pollution: a study of Spruce (*Picea, Abies*) on acid soils / Ed. Schulze D.E.B. 1989. Berlin. Heidelberg. New York. London. Paris, Springer-Verlag. V. 78. 475 p.

537. Forest decline in the Atlantic and Pacific Region/ R.F. Huettl, D. Mueller-Dombois (eds.). Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Keng, Barcelona, Budapest: Springer-Verlag. 1995. 366p. URL:10.1007/978-3-642-76995-5

538. Forest decline and Ozone a comparison of controlled chamber and field experiments / H. Sandermann, A. R.Wellburn, R.L. Heath (eds.). Berling, Heildelberg, Springer-Verlag. 1997. 401p. URL:10.1007/978–3–642–59233–1

539. Foster A.S., Gifford E.M. Comparative morphology of vascular plants. Universitety of California, 1974. 2 ed. P. 751.

540. Frankis M. Generic inter-relationships in P*inaceae* // Notes Royal Botanical Garden Edinburgh, 1988. V. 45. P. 527–548.

541. Furucawa A., Oikawa Takehisa, Alhara Keiji, Sugimoto Tafsushi, Inouc Takao. Decline of *Abies firma* on mountain Ohyama // Dev. Ecol. Perspect. 21st Cent. 5th Int. Congr. Ecol. Yokohama. 1990. P. 402.

542. Gaussen H. Les Gymnospermes actuelles et fossils // Travaux du Laboratoire Forestier de Toulouse. 1964. V 2 (7). P 321–480.

543. Genetics effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations // Proc. of the Joint Meeting of the IUFRO Working Parties Genetic Aspects of Air Pollution and Ecological Genetics. Biochemical Genetics. Berlin. Heidelberg. New York. London. Paris. Tokio. Hong Kong. Springer-Verlag. 1987. 201 p.

544. Giertych, M. J., De Temmerman L. O., Rachwal L. Distribution of elements along the length of Scots pine needles in a heavily polluted and a control environment // Tree Physiology. 1997. V. 17. P. 697–703.

545. Gilmore D. W., Seymour R. S. Crown architecture of *Abies balsamea* from four canopy positions // Tree Physiology. 1997. V. 17. P. 71–80.

546. Goddard R.E. The frequency and abudance of flower in a young slash pine orchard // Sylvae genetica. 1964. V. 13. P. 184–186.

547. Godin C. Representing and encoding plant architecture: a review // Ann. For. Sci. 2000. V.57, N 5-6. P. 413-438. URL:10.1051/forest:2000132

548. Golubovskaya I.N. Genetical control of meiosis // International Review of Cytology. 1979. V. 58. P. 247–290.

549. Gordon G. The pinetum: being a synopsis of all the coniferous plant at present known, with description, history and synonymes, and comprising nearly one hundred new kinds. / London, H. G. Bohn, etc. 1880. 657 p. URL: archive.org/details/pinetumbeingasy00gordgoog/page/n2/mode/2up

550. Gostin I. Structural changes in silver fir needles in response to air pollution // Analele Universitatii din Oradea – Fascicula Biologie. 2010. V. XVII. Is. 2. P. 300–305.

551. Gottardini E., Cristofolini F., Cristofori A. et al., Consistent response of crown transparency, shoot growth and leaf traits on Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst.) trees along an elevation gradient in northern Italy // Ecological Indicator. 2016. V. 60. P. 1041.

552. Grant V. Genetic of Flowering plants. Columbia University Press. New York, 1975. 514 p.

553. Grant V. Orgasnismic evolution. Freeman, San Francisco, 1977. 418 p.

554. Grover A., Twell D., Schleiff E. Pollen as a target of environmental changes // Plant Reproduction. 2016. V. 29. P. 1–2.

555. Gupta P.K., Grob J.A. Somatic embryogenesis in conifers. In: Jain SM, Gupta PK, Newton RJ, eds. Somatic embryogenesis in woody plants.Dordrecht, the Netherlands: Kluwer Academic Publishers. 1995. P. 81–98. URL: www.researchgate.net/publication/216861381

556. Hak O., Russel J.N. Environmental effects on Yellow–cedar pollen quality // FGC Extension Note. 2005. P. 1–9.

557. Harada J.J., Belmonte M.F., Kwong R.W. Plant Embryogenesis (Zygotic and Somatic), Chichester, Wiley, 2010. URL: 10.1002/9780470015902.a0002042.pub2

558. Harper J.L. The contributions of terrestrial plant studies to the development of t he theory of ecology / Changing scenes in natural sciences, 1776–1976. In.: Clyde E. Goulden, ed. Philadelphia, Academy of Natural Sciences. Special Publication, 1977. N 12. P. 139–157.

559. Hartmann H., Schuldt B., Sanders T. G. M., Macinnis-Ng C., Boehmer H.J., Allen C.D., Bolte A., Crowther T.W., Hansen M.C., Medlyn B.E., Ruehr N.K., Anderegg W.R.L. Monitoring global tree mortality patterns and trends. Report from the VW symposium 'Crossing scales and disciplines to identify global trends of tree mortality as indicators of forest health' // New Phytologist. 2018. V. 217. P. 984–987. URL: https://www.researchgate.net/publication/277020498

560. Hecht-Buchholz Ch., Jorns C.A. and Keil P. Effect of excess aluminium and manganese on Norway spruce seedlings as related to magnesium nutrition // Journal Plant Nutrition. 1987. V. 9-16. P. 1103–1110.

561. Herman J.J., Sultan S.E. Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations // Frontiers in Plant Science. 2011. V. 2. P. 1–10.

562. Heslop-Harrison J. Growth substances and flower morphogenesis // Botanical Journal of the Linnean Society. 1959. V. 56. Is. 366. P. 269–281. URL: 10.1111/j.1095–8339.1959.tb02503.x

563. Heslop-Harrison J. Cell walls, cell membranes and protoplasmic connections during meiosis and pollen development // Pollen physiology and fertilization. Amsterdam, 1964. P. 39–47.

564. Hofmeister W. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und der Samenbildung der Coniferen. Leipzig, 1851. 179p.

565. Horteis J., Schmidt A. Das Tannensterben in der Oberpfalz vor 6O Jahren – Ein ergleich mit der heutigen Situation // AFZ/Der Wald. 1986. Bd. 18. P. 433–435.

566. Hormaza J. E., Herrero M. Pollen selection // Theoretical and Applied Genetics. 1992. V. 83. P. 663–672.

567. Houston D.B., Dochinger L.S. Effect of ambient air pollution on cone, seed and pollen characteristics in eastern white and red pines // Envorenment. Pollut. 1977. V.12. P.1–5.

568. Hutchinson A.H. The male gametophyte of *Abies* // Botanical Gazette. 1914. V. 57. P. 148–153.

569. Hutchinson A.H. Fertilization in *Abies balsamea* // Botanical Gazette. 1915. V. 69. P. 457–472.

570. Hutchinson A.H. Embryogeny of *Abies* // Botanical Gazzette. 1924. V. 77. P. 280–289.

571. Hutchinson T.C., Whitby L.M. The effect of acid rainfall and heavy metal particulates on boreal forest ecosystem near Sudbery cmelting region of Canada // Water, air and soil pollution. 1977. V. 7. P. 421–438.

572. Iida Y., Kohyama T.S., Kubo T., Kassim A.R., Poorter L., Sterck F., Potts M.D. Tree architecture and life-history strategies across co-occurring tropical tree species // Functional Ecology. 2011. V. 25. P. 1260–1268.

573. Ikeda Yosuke, Ichino Takuya, Murakama Minoru, Hayashi Fumio, Sanada Yukika, Wada Keishiro. Physiological roles of accumulated proline in pollens and spores // Plantand Cell Physiol. 1999. Suppl. 4. P. 147.

574. Iverson LR, Prasad AM. Predicting abundance of 80 tree species following climate change in the Eastern United States // Ecological Monographs. 1998. V.68, N 4. P. 465–485.

575. Jensen W.A. Botanical histochemistry. Principles and practice. San Francisco and London, 1962. 408 p.

576. Johansen D. A. Plant Embryology. Publ. Chron. Bot. Waltham, Massachusetts. 1950. 305 p.

577. Jonnsen O., Skroppa T., Haug G., Apeland I., Ostreng G. Sexual Reproduction in a Greenhouse and Reduced Autumn Frost Hardiness of *Picea abies* Progenies // Tree Physiology. 1995. V.15. P. 551–555. URL:10.1093/treephys/15.7–8.551

578. Johnsen O., Skrøppa T., Junttila O., Dæhlen O.G. Influence of the Female Flowering Environment on Autumn Frost–Hardiness of Picea abies Progenies //

Theoretical and Applied Genetics. 1996. V. 92. P. 797–802. URL: 10.1007/BF00221890

579. Jonsson A. A Study on the temperature response of pollen mother cells in Norway spruce // Studia Forestalia Suecica. 1974. V. 116. P. 1–32.

580. Johnson A.H., Siccama T.G. Decline of red spruce in the Northern Appalachians: assessing the possible role of air deposition // TAPPY journal. 1984. V. 67, N 1. P. 63–72.

581. Johri B.M. The life history of *Butomopsis lanceolata* Kunth // Proceedings of the Indian Academy of Sciences – Section B. 1936. V. 4. P. 139–162.

582. Kagamimori S., Akira O., Takashi S. A plant indicator of air pollutaion and human health in Japanese rural communities // Environmental Resources. 1978. V. 17, N 1. P. 33.

583. Kaldewey H. Plagio-und Diageotropism der Sprosse und Blatter einschliesslich Epinaste, Hyponaste, Enflatungsbewegungen. Handb. Pflanzenphysyologie, Physiologie d. Bewegung. 1962. Bd. 17, N 2. S. 200–245.

584. Kandler O. No Relantionship between Fir Decline and Pollution in the Bavarian Forest // Forest Science. 1992. V. 38, N.4. P. 866-869.

585. Kantor J. and Chira E. Microsporogenesis in Some Species of *Abies* // Sbornic Vysoke Skoly Zemedelske Brno (Rada C). 1965. No. 3. P. 179–185.

586. Karnosky D.F., Stairs G.R. The effect of SO_2 on *in vitro* forest tree pollen germination and tube elongation // Journal of Environmental Quality. 1974. V.3. P. 406–409.

587. Karolewski P. Visible and invisible injury to Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) needles caused by sulphur dioxide // Arbor. Kyrnickie. 1990. V. 35. P. 127–136.

588. Keller T., Beda H. Effect of SO_2 on the germination of Conifer pollen // Environmental Pollution. 1984. V. 33. N 3. P. 237–243.

589. Kemp M. Morphological and ontogenetic studies on *Torreya californica.* II. Development of the megasporangiate shoot prior to pollination // American Journal of Botany. 1959. V. 46. P. 249–261.

590. Kessler J., Bier M. Gravitational dynamics of biosystems. // Progress in Astronaut. and Aeronaut. 1977. V. 52, N 1. P. 125–149.

591. Kharuk V. I., Im S. T., Petrov I. A., Golyukov A. S., Ranson K. J., Yagunov M.N. Climate–induced mortality of Siberian pine and fir in the Lake Baikal watershed, Siberia// Forest Ecology and Managment. 2017. V. 384. P. 191-199. URL: 10.1016/j. foreco.2016.10.050

592. Kharuk V. I., Im S. T., Petrov I. A., Dvinskaya M.L., Shushpanov A.S., Golyukov A. S. Climate-driven conifer mortality in Siberia // Global Ecology and Biogeography. 2021. V. 30. P. 543–556.

593. Khryanin V.N. Evolution of the pathways of sex differentiation in plantsи // Russian Journal Plant Physiol. 2007. V. 54. P. 845–852. URL: 10.1134/S1021443707060180

594. Kirdyanov A.V., Krusic P.J., Shishov V. V. et al. Ecological and conceptual consequences of Arctic pollution // Ecology Letters. 2020. V. 23, Is.12. P. 1827–1837. URL: 10.1111/ele.13611

595. Klimashewska K. Plantlet development from immature zygotic embryos of hybrid Larch through somatic embryogenesis // Plant Sci.1989. V. 63. P. 95–103.

596. Klimaszewska K., Cyr D.R. Conifer somatic embryogenesis: I. Development // Dendrobiology. 2002. V. 48. P. 31–39.

597. Klimashewska K., Smith D. Maturation of somatic embryos of Pinus strobus is promoted by a high concentration of Gellan Gum // Physiologia Plantarum. 1997. V. 100. P. 449–457.

598. KnaBe W. Effect of sulfur dioxide on terretrial vegetation //Ambio. 1976. N 5. P.213–218.

599. Knight A.H., Crook W.M., Shepherd H.S. Chemical composition of pollen with particular reference to cation exchange capacity and uronic acid content // Journal of the Science of Food and Agriculture. 2005. V. 23, № 3. P. 263–274.

600. Koev K., Dimitrova I., Petrova M. Scanning electron microscope research of the leaf surface of tree species in conditions of industrial pollution // Phytol. Balcan. 1997. № 2-3. P. 177–181.

601. Konar R.N. The morphology and embryology of *Pinus roxburgii* Sarg. // Phytomorphology. 1960. V.10. P. 305–312.

602. Konar R. N. The morphology and embryology of *Pinus roxburghii* Sarg. with a comparison with *Pinus wallichiana* A.B. JACK // Phytomorphology. 1960. V. 10. P. 313–319.

603. Konar R.N., Nagmani R. Female gametophyte and embryogeny in *Picea smithiana* and *Abies pindrow* (Pinaceae) // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch and pflanzergeogr. Leipzig, 1980. V. 101, N 2. P. 375–377.

604. Konar R.N., Oberoi Y.P. Recent work of reproductive structure of living conifer and taxads – a review // Botanical Review. 1969. V. 35. N2. P. 89–117.

605. Konar R.N., Singh M.N. Production of plantlets from the female gametophytes of *Ephedra foliata* Boiss. // Z. Pflanzen physiology. 1979. V. 95. P. 87–90.

606. Korol M., Gadow K. V. Zur quantitativen Beschreibung von Fichtenkronen im Gebiet der ukrainischen Karpaten Mountains. Preprint. September 2019. URL: 10.13140/RG.2.2.33280.99840

607. Korecký J., Vítámvás J. Somatic embryogenesis of the hybrid *Abies cilicica* × *Abies cephalonica* J. // Journal of Forest Science. 2011. V. 57, N 9. P. 401–408.

608. Kormutak A., Salay I., Vookova B. Pollen viability and seed aet of silver fir (*Abies alba* Mill.) in polluted areas of Slovakia//Silvae Genetica. 1994. V. 43, N 2-3. P. 68–73.

609. Kormutak A., Vookova B., Ziegenhagen B. et al. Chloroplast DNA variation in some representatives of the Asian, North American and Mediterranean firs (*Abies* spp.)// Silvae Genetics. 2004. V. 53, № 3. P. 99–104.

610. Koski V. Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* // Commun. Inst. For. Fennica. 1971. V. 75, № 3. P. 1–10.

611. Kozlowski T.T. Shoot grow in Woody plants // The Botan Review. 1964. V.30, N.3. P. 335–436.

612. Kramer W. Das Tannensterben Fortsetzungsbericht // Forstarchiv. 1982. Bd. 53, N 4. S. 128–132.

613. Kramer W. Das Tannensterben // Forstarchiv. 1986. V 57. P. 149–153.

614. Krug E. Reduced fertilization capacity of SO_2 –fumigated *Picea omorica* pollen// European Journal of Forest Pathology. 1990. V.20. N 1. P. 122–129.

615. Krugman S.L., Stein W.I. and D.M. Schmitt. Seed Biology// Seeds of Woody Plants in the United States. USDA Forest Service Handbook 450. 1974. P. 1–40.

616. Kvitko O.V., Muratova E.N., Bazhina E.V. Cytogenetics of Abies sibirica in Decline Fir Stands of West Sayan High Mountains // Contemporary Problems of Ecology. 2011. V. 18, N. 6. P. 871–878.

617. Landmann G., Bonneau M., Adrian M. Le deperissement du sapin pectine et de l'epicea commun dans le massif forestier vosgien est–il en relation avec l'etat nutritionnel des peuplements? // Rev. forest. fr. 1987. V. 39. P. 5–11.

618. Landmann G., Bert G. D., Pierrat J. C., Becker M., Bonneau M., Souchier B. Crown Damage in Norway Spruce and Silver Fir: Relation to Site and Stand Factors in the French Mountains // Forest Health and Productivity: Temporal Trends, Relation to Climate, Site and Stand Factors. Eds. Landmann, Bonneau M., Kaennel M. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. 1995. P. 82–119.

619. Lang K.J. Anatomiche Befunde im NaBkernbereichder Wurzel von *Abies alba* // Forstw. Cbl. 1981. Jahrgang 100. H 3–4. S. 180–184.

620. Longman K. A., Wareing P. F. Early induction of flowering in birch seedlings// Nature, *Lond.* 1959. V. 184. P. 2037–2038.

621. Lansac A.R., Sullivan C.Y., Johnson B.E. Accumulation of free proline in sorghum (*Sorghum bicolor*) pollen // Canadian Journal of Botany. 1996. V. 74. P. 40–45.

622. Larsen B. J. Das Tanensterben: eine neue Hypothese zur Klarung des Hintergrudes dieser ratselhaften Komplexkrankneit der weisstanne (*Abies alba* Mill.) // Forstw. Cbl. 1982. V. 105. P. 381–396.

623. Larsen P. Gravity sensing by plant // Life Sci. and Space Res. 1973. N 11. P. 141–154.

624. Lawson A.A. The gametophyte and embryo of *Pseudotsuga doiglasii* // Annals of Botany. 1909. P. 163–180.

625. Lawson A.A. The gametophytes and embryo of *Sciadopitys vertkillata* // Annals of Botany. 1910. V. 24. P. 403–421.

626. Ledebour C. P. Flora altaica. 1833. Bd. 4. 201 s.

627. Leibundgut H. Zum Problem des Tannensterbens // Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen. 981. Bd. 132, N 10. S.847–856.

628. Lester D.T. Flowering of red pine grafts // Journal of Forestry. 1964. V. 62, Is. 2. P. 116–117.

629. Levi B.G. GRACE satellites start to map Earth's gravity field // Physycs Today. 2003. V. 56, N 2. P. 1–18.

630. Linskens H.F., van Meegen Y., Pfahler P.L., Wilcox M. Sulfur dioxide effects on *Petunia* pollen germination and seed set // Bull. Environ. Contam. Toxicology. 1985. V. 34. P. 691–695.

631. Little C. H. A. Derivation of the springtime starch increase in balsam fir *Abies balsamea* // Canadian Journal of Botany. 1970a. V. 48, N 11. P. 1995–1999.

632. Little C. H. A. Seasonal changes in carbohydrate and moisture content in needle of balsam fir (*Abies balsamea*) // Canadian Journal of Botany. 1970b. V. 48, N 11. P.2021–2028.

633. Little S., Prior N., Pirone C., P. von Aderkas. Polen-ovule interactions in Gymnosperms. Reproductive biology of plants. CRC press. Eds: K.G Ramawat, J.M. Mérillon, K.R. Shivanna P. 97-119. URL: 10.1201/b16535-6

634. Liu T. A monogaph of the genus Abies. Taipei: Department of Forestry, College of Agriculture, National Taiwan University. 1971. 608 p. URL:openlibrary.org/ books/OL13586754M/A_monograph_of_the_genus_Abies

635. Loudon J. C. Crataegus // Arboretum et fruticetum Britannicum. 1838. P. 813–867. URL: archive.org/details/arboretumetfrut06loudgoog

636. Luomajoki A. Effects of temperature on spermatophyte male meiosis // Hereditas. 1977. V. 85. P. 33–48.

637. Lyanguzova I.V., Efimova M.A. Relationship between plant vitality status and heavy metal content in them under industrial pollution. Ecological problems of plant communities. Sankt-Peterburg: BIN, 2005. P. 190–202.

638. Maheshwari P. An introduction to the Embryology of Angiosperms. New York, 1950. 453p.

639. Maheshwari P, Konar R.N. Pinus. Botanical Moograph 7. Council of Scientific and Industrial Research. New Delhi, India, 1971. 130 p.

640. Maheshwari P., Sanwal M. The archegonium in gymnosperms: A review // Mem Indian Bot. Soc., 1963. V. 4. P. 103–119.

641. Maheshwari P., Singh H. The female gametophyte of gymnosperms // Biol. Rev. 1967. V. 42. P. 88–130.

642. Maheshwari P., Vasil V. Gnetum. Botanical monograph. // Science. 1961. No. 1. India: NewDelh, Council of Scientific and Industrial Research, XIV. 142 p.

643. Mahovska B. A study of nutrition and toxic elements in Carpatian Mountain forests using foliar analysis of white fir (*Abies alba* Mill.), Norway spruce (*Picea abie*s Karst.), beech (*Fagus sylvatica* L.) and humus // Plant nutrition – Food security and sustainability of agro-ecosystems. W.J. Horst et al., eds. 2001. P. 924–925.

644. Malabadi R.B., van Staden J. Somatic embryogenesis from vegetative shoot apices of mature trees of *Pinus patula* // Tree Physiology. 2005. V. 25. P. 11–16.

645. Mamajev S.A., Shkarlet O.D. Effect of air pollution by industrial waste on the fructification of Scotch pine in the Ural // Mitt. Forstl. Bundes-Veersuch. Wien. 1972. V. 97. P. 443–450.

646. Martens P. Du megasporange cryptogamique a l'ovule gymnospermique. In: «Trends in plant morphogenesis», ed. by E.G. Cutter, Longmans, London. 1966. P. 155–169.

647. Masaru N., Katsuhisa F., Sankichi T., Yutaka W. Effects of inorganic components in acid rain on tube elongation of *Camelia* pollen // Environ. Pollut. 1980. N. 21. P. 31–57.

648. Matsuga T. Morphological and physiological changes in development of to do fir cones and seeds // Ann. Report of the Hokkaido Branch Forestry Experemental station, 1962. P. 34–41.

649. Mattfeld J. Die europaischen und mediterranen Abies-Arten // Die Pflanzenarale. Jena 1926. V. 1(2). P. 22–29.

650. McDonald N.W., Hart J.B.Ir., Nguyen P.V. Simulated Acid rain effects on jack pine seedling establishment and nutrition // Soil. Sci. Soc. Amer. J. 1986. N. 50 (1). P. 219–225.

651. McDowell S.C.L., McDowell N.G., Marshall J.D., Hultine K. Carbon and nitrogen allocation to male and female reproductionin Rocky Mountain Douglas–fir (*Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*, Pinaceae) // American Journal of Botany. 2000. V. 87(4). P. 539-546. URL: 10.2307/2656598

652. McLaughlin S.B., Norby P.J. Atmospheric pollution and terrestrial vegetation: Evidence of changes, cinkages and significance to selection processes// Ecological Genetics and Air Pollution (Eds G.E. Taylor, lr.L.F.Pitcka, M.T. Clcgc). Springer-Verlag, New York. Inc., 1991. P. 61–101.

653. McNab W.R. A Revision of the Species *Abies* // Proceedings of the Royal Irish Academy. Science. 1875 – 1877, V. 2. p. 673-704. URL:jstor.org/stable/20490031

654. Mead D.J. Diagnosis of nutrientdeficiencies inplantations // Nutrition of plantation forests / G.D. Bowen, E.K.S. Nambiar (Eds.). London: Academic Press. 1984. P. 259–291.

655. Medwecka-Kornas A., Gowronski S. The dieback of *Abies alba* Mill. and changes in the Pino–Quercetum stands in the Ojcow National Park (Southern Poland) // Vegetatio. 1990. V. 87. N 2. P. 175–186.

656. Mehra P.N., Dogra P.D. Embryiogeny of Pinaceae I. Proembryogeny // Proc. Indian. Natl. Sci. Acad., 1975. V. 41. N 5. P. 486–497.

657. Mehra P.N., Dogra P.D. Embryogeny of *Pinaceae*. II. Late embryogeny in noncleavage forms: *Abies pindrow* and *Picea smithiana* // Proc. Indian Natl. Sci. Acad. Part B. Biol. Sci. 1977. P. 57–65.

658. Mejnartowitz L.E. Change in genetic structure of Scot pine (*Pinus sylvestris* L.) population affected by industrial emmision of fluorid and SO_2 // Genet. pol. 1983. V. 24. P. 41–50.

659. Mejnartowitz L.E., Lewandowski A. Effect of fluorides and sulphur dioxide on pollen germination and growth of the pollen (P. mugo) *in vitro* // Acta Soc. Bot. Poloniae. 1985. V. 54. P.125–129.

660. Mel H. On the stability of–flow–formed interface and a diffusion gravity controlled enzymesubstrate reaction // Chem. Engeen. Sos. 1954. V.19. P. 847–851.

661. Mergen F., Lester D.T. Microsporogenesis in Abies // Silvae Genetica. 1961. V. 10 (5). P. 146–156.

662. Messaoud Y., Bergeron Y. and Asselin H. Reproductive potential of Balsam fire (*Abies balsamea*), White Spruce (*Picea glauca*) and Black Spruce (*P. mariana*) at the ecotone between mixed wood and coniferous forests in the boreal zone of western Quebec // American Journal of Botany. 2007. V. 94, N 5. P. 746–754.

663. Messaoud Y, Goudiaby V, Bergeron Y. Persistence of balsam fir and black spruce populations in the mixedwood and coniferous bioclimatic domain of eastern North America // Ecol Evol. 2019. V. 9(2). P. 1-15. URL: 10.1002/ece3.5069

664. Mikulska E., zolnieriwicz H, Walek–Czernecka A. Ultrastructura Warstwy wyscielajacej I periplasmodium w pylnikah *Larix decidua* Mill // Acta Soc. Bot. Poloniae. 1969. V. 38, N 2. P. 292–301.

665. Miller P. *The Gardeners Dictionary*, abridged 4th edition. London. 1754. URL: doi.org/105962/bhl.title.79061

666. Misra S. Conifer zygotic embryogenesis, somatic embryogenesis and seed germination: Biochemical and molecular advances // Seed Science Research. 1994. V.4. P. 357–384.

667. Miyake K. Contribution to the fertilization and embryogeny of *Abies balsamea* // Beih. Bot. Centralbl. 1903. V. 14. P. 134–144.

668. Moitra A., Bhatnager S.P. Ultrastructure, cytochemical, and histochemical studies on pollen and male gamete development in gymnosperms // Gamete Research. 1982. V.5, № 1. P.71–112.

669. Moorby J., Wareing Ph. F. Ageing in woody plant. Ann. Bot., 1963. V. 27, N 106. P. 291–308.

670. Morris R. F. The e¡ects of £owering on the foliage production and growth of balsam fir // Forest Chronicle. 1951. V. 24. P. 106–110.

671. Moosmayer H.–U. Die Forstchritte seit 1986. Stand der Forschung uber das “Waldsterben”// Allgemeine Forstzeitschrift. 1988. N 43. S. 1365–1373.

672. Morikawa Y., Marujama Y., Tanaka N., Jnoue T. Forest declines in Japan: mature *Cryptomeria japonica* declines in the Kanto plains //19th World Congr. Sci Forest: JUFROs 2nd Century. Montreal, 5-11 Aug. 1990. P. 997–905.

673. Mrkava R. Einfuss der immisionen auf die Saatgutgute der kiefer (*Pinus sylvestris*) im Gebiet des Forstletriebes Breslayv. (Sudmaren) // Acta Univers. Agricult. 1969. R. 38, C. 4. S. 345–360.

674. Nagl W. Karyologische Anatomie der Samenanlage von *Pinus sylvestris* // Osterr. Bot. Zeitschrift. 1965. Bd.112. N 3. S. 359–370.

675. Nagl W. Die Riesenchromosomen von P*haseolus coccineus* L.: Baueigentümlichkeiten, Strukturmodificationen, zusätzliche Nukleolen und Vergleich mit den mitotischen Chromosomen // Österreichische botanische Zeitschrift. 1967. V. 114. P. 171–182.

676. Neger F.W. Das Tannensterben in den sachsischen und anderen deutschen Mittelgebirgen // Tharander Jahrbuch. 1908. Bd. 58. S. 201–224.

677. Neger F.W. Die Krankheiten inserer Waldbaume und der wichtigsten Gartengeholze. Stutgart. 1924. 246 s.

678. Nepi M., Little S., Guarnieri M., Nocentini D., Prior N., Gill J., Tomlinson P. B., Ickert-Bond S. M., Pirone C. , Pacini E. and Patrick von Aderkas. Phylogenetic and functional signals in gymnosperm ovular secretions // Annals of Botany. 2000. V. 120. N. 6. P.923-936. URL: 10.1093/aob/mcx103.

679. Nieminen T., Helmisaari H.–S. Nutrient retranslocation in the foliage of *Pinus sylvestris* L. growing along a heavy metal pollution gradient // Tree Physiol. 1996. V. 16. P. 825–831.

680. Nies D.H. Microbial heavy-metal resistance // Appl. Microbiol. Biotechnol. 1999. V. 51. P. 730–750.

681. Nygaard P. Studies in the germination of pine pollen (*P. mugo*) in vitro. I. Growth conditions and effects pH, temperature on germination tube growth and respiration // Physiol.plant. 1969. V. 22, N 3. P. 338–346.

682. Nygaard P. Studies on the germination of pine pollen (*Pinus mugo) in vitro*. II. Effect of the different ions // Physiol. Plant. 1970. V. 23. P. 327–384.

683. Odum E.P. The Strategy of Ecosystem Development // Science. 1975. V. 164. P. 262–270.

684. Odum E.P. Basic Ecology. Philadelphia: Saunders College Pub. 1983. 383 p.

685. Ohri D., Rastogi S. Sex determination in gymnosperm // Nucleus. An International Journal of Cytology and Allied topics. 2020. V. 63, N 1. P. 75–80. URL: 10.1007/s13237–019–00297–w

686. Oldeman R. A. A. Forests: elements of silvology*:* Springer-Verlag, Berlin. 1990. 624 pages.

687. Ottaviano E., Sari–Gorla M., Villa M. Pollen competitive ability in maize within population variability and response to selection // Theor. Appl. Genet. 1988. V. 76. P. 601–608.

688. Otnyukova T. Epiphytic lichen growth abnormalities and element concentrations as early indicators of forest decline // Environmental Pollution. 2007. V. 146, Is. 2. P. 359–365.

689. Owens J.N. The relative importance of initiation and early development on cone production of Douglas fir // Canadian Journal of Botany. 1969. V. 47. P. 1039–1049.

690. Owens, J.N. Constraints to seed production: temperate and tropical forest trees // Proceedings of the International Union of Forest Research Organizations (IUFRO) Symposium Section S 2.01–05. Biology and Control of Reproductive Processes in Forest Trees // Tree Physiology. 1993. V. 15. P. 477–484.

691. Owens, J. N., Blake, M. D. Forest tree seed production. Can. For. Serv. Inf. Rep. 1985. PI–X–53. 161p.

692. Owens J.N., Johnsen Ø., Dæhlen O.G., T. Skrøppa. Potential Effects of Temperature on Early ReproductiveDevelopment and Progeny Performance in *Picea abies* (L.) Karst. // Scandinavian Journal of Forest Research. 2001. V. 16. P. 221–237. URL: org/10.1080/02827580117248

693. Owens J.N., Molder M. Cone initiation and development befote dormancy in yellow cedar *(Chamaecyparis nootkatensis) //* Canadian Journal of Botany. 1974. V. 52. P. 2075–2084.

694. Owens J.N., Molder M. Vegetative bud development and cone differentiation in

Abies amabiles // Canadian Journal of Botany. 1977a. V.55. P.992–1008.

695. Owens J.N., Molder M. Sexual reproduction of *Abies amabilis* (Dougl.) Forbes. // Canadian Journal of Botany. 1977б. V. 55. P. 2653–2667.

696. Owens J.N., Molder M. Sexual reproduction of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) // Canadian Journal of Botany. 1980. V. 58. P. 886–901.

697. Owens J.N., M. Molder. 1985. The reproductive cycles of true firs. B.C. Min. For. Info. Serv. Br. Victoria. Canadian Journal of Botany. 35p.

698. Owens, J.N., Morris, S.J., Misra, S. The ultrastructural, histochemical and biochemical development of the post-fertilization megagametophyte and the zygotic embryo of Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco // Canadian Journal of Forest Research. 1993. V. 23. P. 816–827.

699. Owens, J. N., Morris, S. J. Factors affecting seed production in amabilis Fir (*Abies amabilis* (L.) Mill.) // Canadian Journal of Forest Research. 1998. V. 28. P. 1146–1163.

700. Owens, J.N., Morris, S.J., Misra, S. The ultrastructural, histochemical and biochemical development of the post-fertilization megagametophyte and the zygotic embryo of Pseudotsuga menziesii (Mirb.) Franco // Canadian Journal of Forest Research. 1993. V. 23. P. 816–827.

701. Owens, J. N., Simpson, S. J., Caron, G. The pollination mechanism of Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Parry) // Canadian Journal of Botany. 1987. V. 65. P. 1439–1450.

702. Owens, J. N., Øystein Johnsen, Ola Grams Dæhlen, Tore Skrøppa. Potential Effects of Temperature on Early Reproductive Development and Progeny Performance in Picea abies (L.) Karst // Scandinavian Journal of Forest Research. 2001. V. 16 N.3. P. 221–237.

703. Pavlov I. N., Vasaitis R., Litovka Yu.A., Stenlid J., Jankovsky L., Timofeev A.A. Menkis A. Occurrence and pathogenicity of Corinectria spp. – an emerging canker disease of *Abies sibirica* in Central Siberia // Scientific Reports. 2020. V. 10. P. 55–97. URL:10.1038/s41598–020–62566–y

704. Pegg Y.F. Pathogenesis in vascular diseases of plant // Vasc. Wilt Diseases of Plants. Berlin. 1989. P. 59–94.

705. Pelz E. Untersuchungen uber die Fruktifikation raunchgeschadigter Fichtenbestande // Archiv fur Forstwesen und Landschaftsökologie. 1963. Bd. 12. S. 1066–1078.

706. Petersen R., Krost C. Tracing a key player in the regulation of plant architecture: the columnar growth habit of apple trees (*Malus domestica*) // Planta. 2013. V. 238. P. 1–22.

707. Petrov I. A., Shushpanov A. S., Golyukov A. S., Kharuk V. I. *Pinus sibirica* Du Tour response to climate change in the forests of the Kuznetsk Alatau Mountains // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 5. P. 43–53.

708. Pettitt J. Two heterosporous plants from the upper Devonian of North America // Bull. British Museum (Natural history). London. 1965. P. 81–92.

709. Pfahler P.L. Linskens K., School U.W., Wilcox M. Surfactant effects on petunia pollen germination *in vitro* // Bull. Environ. Contam. Toxicol. 1981. V. 26. P. 567–570.

710. Plant gravitational and Space research / Eds. Th. W. Halsted, T. K. Scott (Waverly Press, Baltimore, Marylend. 1984. 200 p.

711. Polak T., Albrechtova J., Cudlin P., Moravec I. Proportion of bud development types - New indicator of current tree health status? // Ekologia Bratislava. 2004. V. 23, Suppl. 2. P. 113–123.

712. Pollen Physiology and Biotechnology/ edited by C.P. Malik. 1992. 187 *Pollen* physiology and biotechnology / ed. by C.P. Malik. New Delhi, 1992. 187p.

713. Polyakova G.G., Senashova V.A., Podolyak N.M., Kolovskaya A.V., Kudryashova N.S. Assessment of Air Toxicity in the Megalopolis of Krasnoyarsk Using Long-Term Monitoring of Suburban Pine Forests//Integrated Environmental Assessment and Management. 2022. URL: 10.1002/ieam.4675.

714. Poulis B., S. O'Leary, J. D. Haddow, P. von Aderkas. Identification of Proteins Present in the Douglas Fir Ovular Secretion: An Insight into Conifer Pollen Selection and Development // International Journal of Plant Sciences. 2005. V. 166. P. 733–739 URL: 10.1086/431808

715. Pont V., Pezet R. Un moyen de defence naturel des vegetaux: phenols // Rev.

suisse agr. 1991. V. 23, № 4. P.237–241.

716. Porter L., Bongers F., Sterck F.J., WöllH. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance // Ecology. 2003. V. 84(3). P. 602-608. URL: 10.1890/0012–9658(2006)87

717. Powell G.R. Postdormancy development and growth microsporangiate and megasporangiate strobili of *Abies balsamea* // Canadian Journal of Botany. 1970. V. 48, N. 2. P. 419–428.

718. Powell G. R. Initiation and development of lateral buds in *Abies balsamea* // Canadian Journal of Forest Resourses. 1974. V. 4. P. 458–469. URL: 10.1139/x74–068

719. Powell G. R. Biennial strobilus production in balsam fir: a review of its morphogenesis and discussion of its apparent physiological basis // Canadian Journal of Forest Resourses. 1977a. V. 7. № 4. P. 547–555.

720. Powell G.R. Patterns of development in *Abies balsamea* crowns and effects of megastrobilus production on shoots and buds // Canadian Journal of Forest Resourses. 1977b. V. 7. P. 498–509.

721. Pretzsch H. Forest Dynamics, Growth, and Yield. In: Forest Dynamics, Growth and Yield. Springer, Berlin, Heidelberg. 2009. p. 1–39 URL:10.1007/978–3–540–88307–4_1

722. Primack R. B. Regulation of seed yield in Pantago // Journal of Ecology 1978. V. 66(3). P. 835–847.

723. Pritchard S.G. Elevated CO_2 and plant structure: a review // Glob Change Biol. 1999. V. 5. P. 807–837.

724. Rademacher P. Atmosperic heavy metals and Forest Ecosystems. Hamburg: BFH, 2003. 19 p.

725. Radwan M.A., Murray M.D., Kraft J.M. Growth and foliar nutrient concentrations of Pacific silver fir // Canadian Journal of Forest Resourses. 1989. V. 19. P. 1429–1435.

726. Radwan M.A., Murray M.D., Kraft J.M. Growth and foliar nutrient concentrations of Pacific silver fir // Canadian Journal of Forest Resourses. 1989. V. 19. P. 1429–

1435.

727. Rehfuss K.E. Wirkungen von Luftschadstoffen in mittelenropazischen Waldern // Energiewirt. Tagesfragen. 1990. V. 40, N 1–2. S. 931–944.

728. Reiter H. Vergleichende untersuchungen uber die Ausbilding und die Mineralstoffgehalte der warzelsysteme von weiBtannen (*Abies alba* Mill.). Forstwiss. Fak., Univ. Munchen. 1981.

729. Renvall A. Die periodischen Erscheinungender Reproductionder Kiefer an der polaren Waldgrenzem // Acta Forest Fenn. 1913. V. 1. N 2. P. 1–154.

730. Reynolds Th. Plant embryogenesis // Plant. Mol. Biol. 1997. V. 33. P. 1–10.

731. Ritchie O. A. Phenology and ontogeny of the reproductive and primary vegetative structures of *Abies amabiles* and *Abies procera* // M. Sc. Thesis. Univ. Washington. 1966.

732. Robinson L.W. Juvenility in woody plants. PhD Thesis, Univ of Wales, 1962.

733. Rock B.N., Williams D.L., Kharuk V.I.3, Wessman C.A., Moss D.M. Morphological, anatomical, and chemical characteristics of needle and branch samples of Siberian fir (*Abies sibirica*) // IEEE Xplore. Proceeding IGARSS'92 Int. Geoscience and Remote Sensing Symposium. IEEE1992. 1992. P. 1289–1291.

734. Roloff A.Treetops – understanding and practical meaning of a complex natural phenomenon. Ulmer, Stuttgart, 2001. 164 S.

735. Roques A., Kerjean M., Auclair D. Effect de la pollution atmospherique par le fluor rt le dioxide de soufre sur l'apparel reproducteur femelle de Pinus sylvestris en foret de Poumare (Seine–Maritime France) // Environmental Pollution. 1980. V. 21. P.191–201.

736. Roques A. Multinucleate storage cells in Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirbel) Franco) and the effect of seed parasitism by the chalcid *Megastigmus spermotrophus* Wachtl // Heredity. 2005. V. 94, N 6. P. 616–622. URL: 10.1038/sj.hdy.6800670

737. Roques A. Biologie et répartition de *Megastigmus spermotrophus* Wachtl. (Hymenoptera Chalcidoidea Torymidae) et des autres insectes liés aux cônes dans les peuplements forestiers et vergers à graines français de sapin de Douglas *Pseudotsuga*

menziesii (Mirb.) // Acta Oecologica Oecologia Applicata. 1981. V. 2. P.161–180.

738. Roques A., Kerjean M., Auclair D. Effect de la pollution atmospherique par le fluor rt le dioxide de soufre sur l'apparel reproducteur femelle de Pinus sylvestris en foret de Poumare (Seine–Maritime France) // Environmental Pollution. 1980. V. 21. P. 191–201.

739. Rowe J. S. Environmental preconditioning, with special reference to forestry // Ecology. 1964. V. 45. P. 399–403.

740. Rowley J.R., Skvarla J.J., Walles B. Microsporogenesis in *Pinus sylvestris* L. VIII. Tapetal and late pollen grain development // Plant Syst. Evol. 2000. V. 225. P. 201–224.

741. Runions C. J., Owens J. N. Evidence of prezygotic self-incompatibility in a conifer// Owens, S. J., Rudall, P. J. (eds). Reproductive Biology, Royal Botanic Gardens, Kew, 1998. P. 255–264.

742. Runions C. J., Owens, J. N. Sexual reproduction in interior spruce (Pinaceae). I. Pollen germination to archegonial maturation // Int. J. Plant. Sci. 1999. V. 160. P. 631–640.

743. Sari-Gorla, M., Frova, C., Binelli, G. & Ottaviano, E. The extent of gametophytic–sporophytic gene ex– pression in maize // Theor. Appl. Genet. 1986. V. 72. P. 42–47.

744. Sarlikioti V., de Visser P.H.B., Marcelis L.F.M. Exploring the spatial distribution of light interception and photosynthesis of canopies by means of a functional–structural plant model // Ann. Bot. 2011. V. 107. P. 875–883.

745. Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of Pinus sylvestris// Comm.Inst. Forestal. Fenniae, 1962. V. 53. № 4. 198 s. URL: jukuri.luke.fi/handle/10024/529747

746. Sarvas R. The annual period of development of forest trees. Sitzungsber // Finn. Akad. Wissensch. Helsinki, 1967. P. 5–12.

747. Sarvas R. Investigations on the flowering and seed crop of *Picea abies* // Comm. Inst. For.Fenn., 1968. V. **67**(5). P. 1–84.

748. Sax K., Sax H.J. Chromosome number and morphology in the Conifers // J.

Arnold Arboretum. 1933. V. 14. P. 356–375.

749. Seifert T., Muler–Starck G. Impact of fructification on biomass production and correlated genetic effects in Norway spruce (*Picea abies* (L) Karst.) // Eur J Forest Res. 2009. V. 18. P. 155169. URL:10.1007/s10342–008–0219–5

750. Seitschek O. Verbreitung und Bedeutung der Tannener krankung in Bayern (*Abies alba*) // Forstw. Cbl. 1981. Jahrgang 100. H 3–4. S. 138–148.

751. Scagel R. K., El–Kassaby Y. A., Emanuel J. Assesing sample size and variable number in multivariate data, with specific reference to cone morphology variation in a population of *Picea sitchensis* // Canadian Journal of Botany. 1985. V. 63, N 2. P. 232–241.

752. Schenk R.U., Hildebrandt, A.C. Medium and techniques for induction and growth of monocotyledonous and dicotyledonous plant cell cultures // Canadian Journal of Botany. 1972. V. 50. P. 199–204.

753. Schleppi P., Tobler L., Bucher J.B., Wyttenbach. A. Multivariate interpretation of the foliar chemical composition of Norway spruce (*Picea abies*) // Plant and Soil. 2000. V. 219. P. 251–262.

754. Schmid–Haas P. Der Nachweis der Ursache des Tannensterbens an einen Beispiel // Forstw.Cbl. 1989. V. 108. P. 224–254.

755. Schmidt-Vogt H. Die Fichte. Bd 2/2. Krankheiten. Shaden. Fichrensterben. Hamburg; Berlin; Paul Parey, 1989. 607 s.

756. Schnarf K. Embryologie der gymnospermen. In Handbuch der Pflanzenanatomie – Embryology of gymnosperms. Gerbuder, Borntrager, Berlin. 1933. 840 p.

757. Scholz F. Genokologishe Wirkungen von Luftverunreiniguncen aufgrund von expositionsunterschieden im Bestland // Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst. Wien, 1981. N 137/1. S. 93–102.

758. Schooley H. O. Aberrant ovulate cone in Balsam fir // Forest Science. 1967. V. 13, N 1. P. 102–104.

759. Schopf J.M. The embryology of Larix. 1943. I.ll. Biol. M. 19. P. 1–97.

760. Schropfer W., Hradetzky J. Der Indizienbeweis: Luftverschmutzung

massgebliche Ursache der Walderkrankung // Forstwiss Centralbl. 1984. V. 103. P.231–248.

761. Schropter H. Das Tannensterben in Baden–Wurttemberg // Forstw. Cbl. 1981. Jahrgang 100. H 3–4. S. 161–168.

762. Schuck H.J. Untersuchungen uber die Wasserleitung in am Tannensterben erkrankten Weisstannen (*Abies alba* Mill.) // Forstw. Cbl. 1981. Jahrgang 100. H 3–4. S. 184–189.

763. Schutt P. Die Verteilung des Tannennasskerns in Stamm und Wurzel // Forstw. Cbl. 1981. Jahrgang 100. H.3–4. P.174–175.

764. Schutt P., Cowling E.B. Waldsterben, a general decline of forest in Central Europe: symptoms, development and possible causes // Plant Dis. 1985. V. 69. P. 549–558.

765. Selye H. A syndrome produced by diverse nocuous agents. 1936 // Nature. 1936. V. 138 N 32. URL: doi: 10.1038/138032a0

766. Selye H. The physiology and pathology of exposure to stress. Montreal: Acta Med. Publ. 1950. 203 p.

767. Seitschek O. Verbreitung und Bedeutung der Tannener krankung in Bayern (*Abies alba*) // Forstw. Cbl. 1981. Jahrgang 100. H 3–4. S. 138–148.

768. Shelp B. J., van Cauwenberge O.R., Bown A.W. Camma aminobutyrate: From intellectual curiosity to practical pest control // Canadian Journal of Botany. 2003. V. 81, N 11. P.1045–1048.

769. Shimamura T. Uber die Bestaubung und Befruchtung bei *Ginkgo biloba.* // Japanese Journal of Genetics. 1935. V. 11. P. 180–184.

770. Sievers A., Hensel W. Gravireception in plants. Pitman, London, 1985.

771. Sidhu S.S. Effect of simulated acid rain on pollen germination and pollen tube growth of white spruce (*Picea glauca*) // Canadian Jounal of Botany. 1983. V. 61. P. 3095–3099.

772. Sidhu S.S., Staniforth R.J. Effect of atmospheric fluorides on foliage and cone and seed production of balsam fir, black spruce, and larch // Canadian Jounal of Botany. 1986. V. 64. P. 923–931.

773. Silvertown, V., Dodd, M. E. The demographic cost of reproduction and its consequences in balsam fir (*Abies balsamea*) // American Naturalist. 1999. V. 154, N 3. P. 321–332.

774. Singh H. The life history and systematic position of *Cephalotaxus drupaceae* Sieb. et Zucc // Phytomorphology. 1961. V. 11. P. 153–197.

775. Singh H. Embryology of germosperms. Berlin: Stutgart, 1978. 302 p.

776. Singh H., Owens J. N. Sexual reproduction of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) // Canadian Jounal of Botany. 1980. V. 59. P. 793–810.

777. Singh H., Owens J.N. Sexual reproduction in subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) // Canadian Jounal of Botany. 1981. V. 59. P. 2650–2666.

778. Singh H., Owens J.N. Sexual reproduction in grand fir (*Abies grandis* Lindl.) // Canadian Jounal of Botany. 1982. V. 60. P. 2197–2214.

779. Singh V. Gymnosperm (naked Seeds Plant): Sarup&Sons, New Daily, 2006. 682p.

780. Sirois L. Spatiotemporal variation in black spruce cone and seed crops along a boreal forest–tree line transect // Canadian Journal of Forest Researches. 2000. V. 30, Is. 6. P. 900–909.

781. Skalinska M. Studies in the karyological differentiation of the tapetum in *Valeriana officinalis* L. // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 1958. V. 1. P. 45–54.

782. Skrøppa T, Johnsen Ø. The genetic response of plant population to a changing environment: the case for non–Mendelian processes // Boyle TJB, Boyle CEB (eds). Biodiversity, tmperate eosystems and global change. NATO ASI Series Springer, Berlin, 1994. V. I (20). P. 183–199.

783. Slobodnik B. The early-spring development of male generative organs and abnormality in pollen ontogenesis of European larch (*Larix decidua* Mill) // Forest genetics. 2002. V. 9, № 4. P. 309–314.

784. Slocum R.D., Roux S. J. Cellular and subcellular localization of calcium in gravistimulated oat coleoptiles and its possible significance in the establishment of tropic curvature // Planta. 1983. V. 157, N 6. P. 481–492.

785. Smith W. Air pollution and Forests: Interaction between air contaminants and

forest ecosystems. 2nd ed. Berling, Heildelberg, New York: Springer-Verlag. 1990. 618p.

786. Stanlake E.A., Owens J.N. Female gametophyte and embryo development in western hemlock *(Tsuga heterophytta) //* Canadian Journal of Botany. 1974. V. 52 P. 885–893.

787. Stanley R.G. Endogenous carbohudrates, organic acid und Pine Pollen viability // Sylvae genetics. 1962. V. 11, H. 1. S. 1–3.

788. Stanley R.G., Linskens H.F. Pollen. Biology Biochemistry management. Berlin; Heidelberg; New York: Springer-Verl. 1974. 307 p.

789. StatSoft**,** Inc**.** STATISTICA (data analysis software system), version 6. 2001**.** URL: www.statsoft.com

790. Steeves T.A. The evolution and biological significance of seeds // Botany. 1983. V. 61. P. 3550–3560.

791. Steinberg C.E. Stress Ecology. Environmental stress as ecological driving force and key player in evolution. Springer, Dordrecht; 2012. URL: 10.1007/978-94-007-2072-5_1

792. Steines E., Sjobakk T.E. Heavy metals in the soil-plant systems in south Varanger// Effects of air pollutants on terrestrial ecosystems in the border area between Russia and Norway. Proc. from the first symp. Svanik. Norway, 1992. P. 86–92.

793. Sterling C. Proembryo and early embryogeny in Faxus cuspidata // Bull. Forrey Bot. Club. 1948. V.75. P. 469.

794. Sterling C. Structure of the male gametophyte in gymnosperms // Biological Reviewer. 1963. V. 38. P. 167–203.

795. Stoehr, M. U., L'Hirondelle, S. J., Binder, W. D. & Webber, J. E. Parental environmental aftereffects on germination, growth and adaptive traits in selected white spruce families // Canadian Journal of Forest Resourses. 1998. V. 28. P. 418–426.

796. Stutz H.P. Freher E., Burkat A. Nadelverlust der Fichte und Samenqualitat // Forstwiss. Cbl. 1987. Bd. 1–6, S, 68–77.

797. Sulzback C.W. Effects of fluoride on pollen germination and pollen tube growth // Phytopathology. 1971. V. 61. P. 913.

798. Sugiara Y. The embryogeny of *Abies firma* Siedbold et. Zucc. // Bot Mag., 1947. V. 60. P. 58–62.

799. Sulzback C.W. Effects of fluoride on pollen germination and pollen tube growth// Phytopathology. 1971. V. 61. P. 913.

800. Sweet G.B., Lewis P.N. A diffusible auxin from Pinus radiata pollen and it's possible role in stimulating ovule development // Planta. 1969. V. 89. P. 380–384.

801. Sweet G.B., Lewis P.N. Plant growth substances in the pollen of Pinus radiata at different levels of germination // NewZeland Journal of Botany.1971. V.9. P. 146–156.

802. Takao A. A cytochemical study on the proteid vacuoles in the egg of *Pinus thunbergi* Parl. // Bot. Mag. (Tokyo). 1959. V. 72 P. 289–297.

803. Taugourdeau O., Dauzat J., Griffon S. et al., Retrospective analysis of tree architecture in silver fir (*Abies alba* Mill.): ontogenetic trends and responses to environmental variability // Annals of Forest Science. 2012. V. 69. P. 713–721. URL: 10.1007/s13595-012-0188-1

804. Taylor P. E., Glover J. A., Lavithi M., et al. Genetic control of male fertility in *Arabidopsis thaliana*: structural analyses of postmeiotic developmental mutants // Planta. 1998. V. 205. P. 492–505.

805. Tchebakova N. M., Parfenova E.and Soja A. J.The effects of climate, permafrost and fireon vegetation change in Siberia in a changing climate // Environmental Researsh Letter. 2009. V. 4. N. 4. P. 1–9. URL:10.1088/1748–9326/4/4/045013

806. Tchebakova N.M., Bazhina E.V., Parfenova E.I., Shvetsov E.G. and Soja A.J. Dark-needled forests decline in the southern Siberian mountains. American Geophysical Union Fall meeting, 9-13 December 2019. San Francisco, USA (poster)

807. Tchebakova N.M., Bazhina E.V., Parfenova E.I., Senashova V.A. In search of an X-factor: a review of publications on the issue of dark-needled forest decline/dieback in Northern Eurasia // Meteorologiya i gidrologiya, 2022 V. 5. P. 123–140. URL: 10.52002/0130-2906-2022-5-123-140

808. Tchebakova, N.M., Parfenova, E.I., Bazhina, E.**V**., Soja, A.J., Groisman, P.Y. Droughts Are Not the Likely Primary Cause for *Abies sibirica* and *Pinus sibirica* Forest Dieback in the South Siberian Mountains // Forests. 2022. V. 13. P. 1378.

809. Terykhin E. Weed broomrapes: systematics, ontogenesis, biology, evolution. Germany: Aufstig-Verlag, 1997. P. 1-1982.

810. Timm H., Barnes K. Pollen germination band tube growth response to low level SO_2 exposure // Hortscience. 1984. V. 19. P. 548.

811. Tischer K. U., Hutterman A. Untersuchungen zum Einfluss von Aluminium–Ionen auf das Wachstum von Fichtenkeimlingen in Abhangigkeit von pH–Wert // Forstwiss. Cbl. 1983. Bd. 102. S. 329–336.

812. Tretyakova I.N., Bazhina E.V. Structure of crown as well as pollen and seed viability of fir (*Abies sibiica* Ledeb.) in disturbed forest ecosystems of the Khamar–Daban Mts. // Ecology (Bratislava). 2000. V 19, N 3. P.280–294.

813. Tournefort J.P. Institutiones rei herbariae. Paris, 1700. 480 p. URL: archive.org/details/b30417818_0003

814. Turala K. Studies in endomitotical processes during the differentiation of the tapetal layer of *Cucurbitaceae* // Acta bot. cracov. Ser. bot. 1964. V. 6. P. 81–102.

815. Tyler G., Balsberg Pehlsson A.-M., Bengtsson G., Beeth E., Tranvik L. Heavy metal ecology of terrestrial plants, microorganisms and invertebrates. A review // Water, Air, and Soil Pollution. 1989. V. 47. P. 189–215.

816. Ulrich B. Eine okosystemare Hypothese uber die Ursachen des Tannensterbens (*Abies alba* Mill.) // Forstw. Cbl. 1981. Jahrgang 100. H.3–4. S. 228–236.

817. U.S. EPA. 2001. TraceElements inWater, Solids, andBiosolids by Inductively Coupled Plasma-Atomic EmissionSpectrometry. Method 200.7, EPA–821–R–01–010. Revision 5.0.

818. Vasil I. K., Aldrich H. C. A histochemical and ultrastructural study of ontogeny and differentiation of pollen in *Podocarpu macrophyllus* D. Don. // Protoplasma. 1970. V. 71, N 1–2. P. 1–37.

819. Varshney S.R., Varshney C.K. Effect of sulphur dioxide on pollen germination and polle tube growth // Environmental Pollution. 1981. N 24. P. 87–92.

820. Veileux R.E., McHale N.A., Lauer F.I. 2n Gametes in Diploid Solanum: Frequency and Types of Spindle Abnormalities // Canadian Journal Genetics and Cytology. 1982. V. 24, N 3. 301–314.

821. Viguie M.-Th., Gaussen H. Revision du genre *Abies*. Bull. Soc. D'Hist. Nat. De Toulouse. 1929. V. LVIII. 245 p. URL: gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k 6556568z/f2.item

822. Vicente-Serrano, S. M. et al. Response of vegetation to drought time–scales across global land biomes // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2013. V. 110. P. 52–57.

823. Vienne H, Scholz F., Vornweg A. Effect of air pollutants on reproductive processes of poplar (Populus spp.) and Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // Genetic Effects of Air Pollutants in Forest Tree Populations. Proc. of the Joint Meeting of the IUFRO Working Parties Genetic Aspects of Air Pollution and Ecological Genetics. Biochemical Genetics. Berlin. Heidelberg. New York. P. 89–106.

824. Visser H., Molinaar I. Estimating trends and stochastic response functions in dendroecology with an aapplication to fir decline // Forest Science. 1992. V. 38, N 2. P. 221–237.

825. Wagner F. AusmaB und Verlaux des Tannensterbens in Ostbayern von 1975 bis 1980 // Forstw. Clb. 1981. Jahrgang 100. H.3–4. S. 148–160.

826. Walter H. Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch – ökologische Bedeutung (Untersuchung über den osmotischen Wert). Mit 73. Verlag von Gustav Fischer in Jena, 1931. 176 S. URL:archive.org/details/in.ernet.dli.2015. 493006/page/ n1/mode/2up

827. Wareing P. F. Reproductive development in *Pinus sylvestris*. L. // The physiology of forest trees / Ed. Thimann K. V., The Ronald Press Co., 1958. P. 648–654.

828. Wareing P. F. Problems of juvenility and flowering on trees // Linn Soc. Bot. 1959. V. 56. P. 282.

829. Waddington, C. H. *The Strategy of the Genes*. A discussion of some aspects of teorqtical biology. London: George Allen & Unwin 1957. 262p.

830. Wagner F. AusmaB und Verlaux des Tannensterbens in Ostbayern von 1975 bis 1980// Forstw. Clb.1981. Jahrgang 100. H.3–4. S. 148–160.

831. Wawrik H. Vergiftetes Strassenlaub // Gartenamt. 1986. V. 35. № 5. P. 315–316.

832. Wiedermann E. Untersuchungen uber das Tannensterben// Forstw. Cbl. 1927. Jahrgang 54. S. 759.

833. Wilcock C. C. Недостаток опыления в естественных популяциях: значение для сохранения редких видов растений // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции (ред. Т.Б. Батыгина). Санкт-Петербург, 2000. С.126–136.

834. Wilcock C. Neilan R. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters // TRENDS in Plant Science. Vol.7 No.6. June 2002. P. 270–277.

835. Williams C. Conifer Reproductive Biology. Springer, 2009. 169p.

836. Williams E.G., Heslop-Harrison J. A comparison of RNA synthetic activity in the plasmodial and secretory types of tapetum during the meiotic interval // Phytomorphology. 1979. V. 29. P. 370–381.

837. Willemse M. T. M. Development of micro– and megagametophyte of *Pinus sylvestris* L. An-electron microscopic investigation // Acta bot: Neer. 1968. V. 17, N3. P. 330–331.

838. Willemse M. T. M., Linskens H. F. Development du microgametophite chez le Pinus sylvestris entre le meiose et la fecondation // Rev. cytol. Et boil. veg. 1969. V. 32, N 1–2. P. 121–123.

839. Willemse M. T. M. Morphological changes in the tapetal cell during microsporogenesis of Pinus sylvestris L. // Acta bot. Neer. 1971. V. 20, N 6. P. 611–623.

840. Wilson M. Plant Reproductive Ecology. New York: Willey&Sons, 1983. 282p.

841. Woods A. J., Nussbaum A., Golding B. Predicted impacts of hard pine stem rusts on longepine dominated stands in central British Columbia //Canadian Journal of Forest Resourse. 2000. N3. P. 476–481.

842. Wolters J.H., Martens M. Effect of air pollution on pollen // Botanical Review. 1987. V. 63, N 3. P. 372–414.

843. WRB. 2006. World reference base for soil resources. A framework for international classification, correlation and communication. Rome: Food and Agricultural Organization of the United Nations. 128 p.

844. Wyttenbach A., Tobler L. The seasonal variation of 20 elements in Ist and 2nd year needles of Norway spruce, *Picea abies* (L.) Karst // Trees. 1988. V. 2. P. 52–64.

845. Zhang S.G., Yang W.H., Qi Y.C., Li M.X., Wang J.H., Sun X.M., Wang X.S., Qi L.W. Development of male gametophyte of *Larix leptolepis* Gord. with emphasis on diffuse stage of meiosis // Plant Cell Reports. 2008. V. 27. N. 11. P. 1687–1696.

846. Zheng Z., Xia Q., Dauk M., et. al. Arabidopsis AtGPAT1, a member of the membrane–bound glycerol–3–phosphate acyltransferase gene family, is essential for tapetum differentiation and male fertility // Plant Cell. 2003. V. 15. P. 1872–1887.

847. Ziegenhagen B., Gomez L. L., Bcrgmann F., Braun H., Scholz, F., Protection of genetic variability in polluted stands: a case study with silver fir *(Abies albs* Mill.) // Forest Genetics. 1995. V. 2(3). P. 155–160.

848. Zuev V.V., Zueva N.E., Korotkova E.M. The comparative analysis of observational series of total ozone content and UV-B radiation in boreal forest zones // Atmos. Ocean. Opt. 2016. V. 29, N 1. P. 67–72.

849. Zweifel R., Etzold, S., Sterck, F., Gessler, A. et al. Determinants of legacy effects in pine trees - implications from an irrigation-stop experiement // New Phytologist. 2020. V. 227. P. 1081–1096.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение. Таблица 1 - Характеристика исследованных древостоев

№ п/п	Состав древостоя	Тип леса	Бонитет/ экспозиция склонов	Высота над ур.м.	Индекс жизненного состояния	Класс лесных биоценозов
1	2	3	4	5	6	7
Восточный Саян						
Бассейн р. Б. Кемчуг						
1	7П1Е1Б1Ос	Разнотравный	III	350	0,92	Ненарушенный
Бассейн рр. Базаиха и Лалетина						
2	8П1С1Е+Б	Кустарниково-крупнотравный	III	450-480	0,70	Поврежденные
3	8П2С				0,72	
4	8П1С1Е	Осочково-крупнотравный	III	450-520	0,90	Ненарушенные
5	5П1Л1Е2Б1Ос+С	Разнотравно-орляковый	III		0,95	
6	8П2С				0,97	
7	8П2К+Е,Л	разнотравно-вейниковый	III	640	0,99	
8	5П3Л2Е+С	крупнотравно- зеленомошный	IV	670	0,86	
9	9П1Б+К,Е	крупнотравно-вейниковый		680	0,89	

продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7
10	9П1К+Е,Б	зеленомошно-осочковый	II	720	0,82	Ненарушенные
11	10П+К,Л,Б,Ос	кустарничково-зеленомошный		680	0,85	
Бассейн р. Мана						
12	8П2Л+Е	Приручейно-крупнотравно-мшистый	III	300	0,99	Ненарушенные
	10П	кустарничково-зеленомошный	II	433	0,93	
14	10П	осочково-зеленомошный		433	0,99	
15	10П	кустарничково-зеленомошный	III	433	0,97	
хр. Кайдынский						
16	8П1К1С	Кустарничково-зеленомошный	III, западный	748	0,55	Поврежденные
17	9П1К+С				0,69	
18	9п1К	Осоково-зеленомошный		756	0,58	
19	9П1К				0,60	

продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7
Джебский перевал						
20	9П1К	черничный	II / восточный	820	0,98	ненарушенный
21	9П1К	подгольцовый	III / восточный	830		
Западный Саян						
22	6К4П	папроротниково-крупнотравный	III	500	0,92	ненарушенный
23	П2Ос1Б		III	450	0,81	ненарушенный
24	5К5П	крупнотравно-папроротниковые	III	650	0,81	ненарушенный
25	6П4К	крупнотравно-папроротниковый	III	700-750	0,60	поврежденный
26	6П4К	крупнотравно-папроротниковые	III	800	0,36	сильно поврежденный
27	9П1К	Вейниково-осоково-мшистые	III	1450	0,67	поврежденный
28	9П1К	Вейниково-чернично-мшистые	III	1450	0,52	поврежденный

продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7
29	8П2К	крупнотравный субальпийский	III	1450	0,55	поврежденный
30	7Е2К1П	Южный макросклон: крупно-травный субальпийский	III	1130	0,80	ненарушенный
31	6П4К	то же: подгольцовый	III	1514	0,82	ненарушенный
Хр. Хамар-Дабан						
32	7П2К1Б	разнотравный	IV	455-465	0,91	ненарушенный
33	7П2К1Е	крупнотравные (борцовые и кочедыжниковые)	III		0,92	
34	9П1К		IV		0,91	
35	7П2К1Е		IV		0,86	
36	7П3Ос					поврежденный
37	9П1К	баданово-чернично-зеленомошные	III	1180-1200	0,64	
					0,55	

продолжение таблицы 1						
1	2	3	4	5	6	7
Кузнецкий Алатау (Кузнецко-Алатауско-Салаирский лесорастительный округ)						
38	9П1К	разнотравный	Северо-западный наветренный	850	0,46	Сильно поврежденные
39	6П4К	разнотравный	Северо-восточный подветренный	567	0,58	Поврежденные
40	9П1К	разнотравный	Юго-западный наветренный	778	0,54	Поврежденные
41	6П4К	подгольцовый	Северо-западный наветренный	1000	0,50	Поврежденные
42	9П1К	разнотравный	Северо-восточный подветренный	713	0,92	Ненарушенные
43	9П1К	мохово-разнотравный	Северо-западный наветренный	765	0,59	Поврежденные

продолжение таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7
44	9П1К	разнотравный	Юго-западный наветренный	799	0,72	Поврежденные
45	8П2К	подгольцовый	юго-восточный подветренный	768	0,79	Поврежденные
46	9П1К	подгольцовый	Юго-западный наветренный склон	1248	0,72	Поврежденные
47	9П1К	крупнотравный	Северо-западный наветренный	920	0,66	Поврежденные
48	9П1К	разнотравный	Северо-западный наветренный	850	0,46	Сильно поврежденные
49	6П4К	разнотравный	Северо-восточный подветренный	567	0,58	Поврежденные
50	9П1К	разнотравный	Юго-западный наветренный	778	0,54	Поврежденные

продолжение таблицы 1						
1	2	3	4	5	6	7
Северо-восточный Алтай						
51	7К3П+С	злаково-осоковый	II / долина	437	0,94	Ненарушенные
52	3К7П	крупнотравный	II /долина	542	0,90	
53	3К7П+Б	Папоротниково-зеленомошный	Долина р. Баяс, юго-западный склон	770	0,71	Поврежденные
54	3К7П	папоротниково-бадановый	Юго-западный склон	1000-1100	0,72	Поврежденные
55	7К3П	злаково-папортниковый	Северо-восточный склон	1100	0,74	Поврежденные
56	8К2П	Субальпийский гераниевый	Северо-восточный склон	1800-2000	0,98	Ненарушенные

57	8К2П	березковый -разнотравный	Юго-восточный склон	1800-2000	0,94	Ненарушенные
58	6К4П+Л	черемшово-черничный	Южный склон	1914	0,90	Ненарушенные
59	9К1П	чернично-кисличный 2бонитет	Юго-западный склон	1900	0,72	Поврежденные
60	2К8П	крупнотравный	Долина р. Кыга	455м	0,92	Ненарушенные
61	4К6П	злаково-осоковый	Долина р. Кыга	472	0,93	Ненарушенные
Енисейский кряж						
62	7П3К	черничный		480	0,95	Ненарушенные
63	6П4К	вейниковый		450-470	0,90	

Приложение. Таблица 2. Морфометрические параметры побегов пихты сибирской, Восточный и Западный Саяны

Место произраста-ния, год измерений	Сексуализация побегов	Прирост побега, см	Диаметр, мм	Число хвоинок на 10см побега, шт.	Длина хвои, мм	Ширина хвои, мм	Повреждения хвои, %
1	2	3	4	5	6	7	8
хр. Восточный Саян (2001-2008гг.)							
долина р. Б. Кемчуг	ж	5,0±0,62 34.8	3.3±0.23 20.0	200±1.7 25.4	15.4±2.1 1.3	1.3±0.03 5.4	1±0,1 5.5
	м	4,0±0,20 24.8	3.1±0.15 24.2	268±8.6 16.1	17±0.06 45,9	1.4±0.02 7,69	3.3±0.5 21.4
	в	4,05±0,50 21.5	2.5±0.25 16.9	210±3.7 30.9	23.3±4.1 30.4	1.5±0.04 66.6	0.6±0.03 77.4
долина р. Б Сынжул	ж	2,4±1,3 95.1	2.1±1.15 10.2	240±1.9 11.5	16.8±0.18 15.5	1.5±0.06 5.7	4.1±0.9 32.2
	м	1,7±0,92 93.0	1.2±1.01 14.5	191±4.5 41.5	16.7±0.19 16.3	1.3±0.2 25.4	3.6±0.02 8,3
	в	4,4±0,15 5.9	2.6±0.9 0.2	250±0.4 1.7	19.7±0.49 12.4	1.6±0.20 33.3	3.9±0.31 11.2
долина р. Лалетина	ж	4,3±0,25 15.9	3.2±0.36 30.3	200±0.8 10	18.4±0.06 17.9	1.3±0.06 13.1	4.2±2.3 95.7
	м	3,8±0,21 16.6	2.9±0.2 33.5	240±1.1 13.33	19.9±0.92 13.7	1.2±0.10 39.6	1.4±0.51 99.3
	в	4,0±0,37 30.4	2.3±0.15 22.6	190±0.84 14.9	21.9±1.04 13.2	1.2±0.04 9.56	0.8±0.17 71.7

продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8
долина р. Енисей	в	3,35±0,57 29,4	2,3±0,45 34,1	213±43,6 35,4	24±0,24 0,6	1,4±1,35 5,8	2,4±0,5 2,1
терраса р. Енисей	в	9,7±4,9 21,1	2,04±2,33 9,39	221,3±0,47 3,7	22±0,14 18,6	1,3±0,04 4,9	3,1±0,5 1,2
долина р. Енисей	в	4,5±0,48 18,6	2,0±0,22 19,1	211,4±11,69 9,6	20,4±0,6 0,5	1,3±0,02 0,4	0.7±0.18 71.5
верховья р. Калтат	ж	3,1±0,41	2,7±0,54	272,7±16,8			
	м	3,4±0,35	2,2±0,13	241±15,2	29±1,62 14,7	1,15±0,04	
	в	2,7±0,26	3,3±1,9	211±31,8			
хр. Кайдынский	ж	2,39±4,22	3,3±0,40	322±9,23			
	м	5,53± 1,38	2,67±0,16	307±9,8			
	в	5,6±0,14 5,2	4,0±0,12 5,2	146±14 3,9	24,6±1,4 8,2	1,1±0,14 15,2	14,6±1,4 10,2
Хр. Западный Саян							
низкогорье 2007 г.	ж	4,5±0.05 1,5	4,9±0,6 18,4	175±5,0 40,2	15.4±2.1 1.3	1.3±0.03 5.4	1±0,1 5.5
	м	4,4±0,4 24,0	4,5±0,3 22,0	232±1,9 23,0	17±0.06 45,9	1.4±0.02 7,69	3.3±0.5 91.4
	в	4,8±0,23 13,0	2,4±0,27 29,2	153±2,61 45,2	23.3±4.1 30.4	1.5±0.04 66.6	37.4±22.8 9.8
2008г.	ж	4,6±0.1 1,7	4,7±0,5 14,4	180±5,0 38,2	15.4±2.1 1.3	1.3±0.03 5.4	1±0,1 5.5

продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8
	м	4,5±0,3 22,0	4,4±0,4 24,0	232±1,9 22,5	17±0.06 35,9	1.4±0.02 7,69	3.3±0.5 51.4
	в	4,7±0,2 14,0	2,2±0,3 30,2	149±2,61 42,2	21.3±2.1 3.4	1.4±0.04 16.6	0.8±0.03 17.4
среднегорье 2007	ж	3,8±0,24 10,8	4,8±0,5 18,6	242±4,0 28,7	18.03±0.8 11.4	1.4±0.03 6.42	6.1±4.32 72.1
	м	3,1±0,3 18,2	3,9±0,3 14,4	230±3,3 24,6	17.5±0.73 13.1	1.3±0.02 6.8	2.6±2.1 269.6
	в	4,6±0,14 5,2	2,6±0,15 9,7	222±0,61 4,8	21.1± 3.6 34.6	1.2±0.03 5.6	3.1±1.6 91.3
2008г.	ж	6.2±1.5 39.9	7.1±1.4 27	252±6.64 37.3	17.7±0,01 0,22	1,5±0,04 3,89	0,09±0,04 64,3
	м	4.2±0.4 13.2	4.1±0.2 7.8	279±3.8 19.1	22,1±0.20 12,9	1.3±0.01 0,46	0,04±0,02 94,3
	в	4.2±0,1 4.2	3.3±0.1 2.1	246±0.57 3.25	26,1±0,36 19,7	1.6±0.2 29,7	3.9±0.31 99,1
высокогорье 2003-2005	ж	5,02±3.5 17.0	5.3±1.69 78.1	190±1.9 25.0	12.3±0.11 4.2	1.3±0.14 6.1	37.4±22.8 9.8
	м	4,27±3,69 27.2	3.6±0.45 40.1	220±1.7 24.1	14.2±0.17 8.8	1.4±0.20 0.1	17.6±12.72 6.6
	в	3.6±3.66 18.5	2.4±2.21 18.3	210±2.6 25.2	19.7±0.49 12.4	1.6±0.20 13.3	3.9±0.31 11.2
2007	м	2,4±0,01 0,5	3,4±0,05 2,0	186±0,03 0,2	14.2±0.17 8.8	1.4±0.20 0.1	17.6±12.72 6.6

продолжение таблицы 2

1	2	3	4	5	6	7	8
	в	2,6±0,14 7,8	2,1±0,04 3,0	218±2,0 13,2	19.7±0.49 12.42	1.6±0.20 13.3	3.9±0.31 11.2
2008 г.	ж	4.1±0.3 16.2	4.6±0.2 9.3	270±2.6 21.7	16,4±0,11 15,8	1,2±0,06 10,7	0,06±0,05 93,2
	м	2,5±0,05 0,1	3,2±0,1 1,0	182±0,2 0,1	13.2±0.2 9.0	1.5±0.2 0.2	17.5±13.0 6.2
	в	2,8±0,2 6,5	2,3±0,1 4,0	215±2,5 9,2	18.7±0.5 12.0	1.5±0.2 14.4	3.6±0.29 10.8