

Т. Г. ЧУБАРЯН, Л. В. КЕВОРКОВА

СЕЗОННОЕ ИЗМЕНЕНИЕ ОКРАСКИ ХВОИ В РОДЕ PINUS
И ДИНАМИКА ЕЕ ПИГМЕНТНОГО СОСТАВА

Известно, что у многих хвойных пород умеренного климата в осенне-зимнее время изменяется окраска листы. По характеру изменения окраски хвои следует выделить две группы пород. У представителей семейства кипарисовые (*Thuja*, *Biota*, *Juniperus*), таксодиевые, (*Taxodium*, *Sequoja*, *Cryptomeria*, *Sequoiadendron*) и тиссовые нормальная зеленая окраска хвои переходит в буровато-красноватую различного оттенка, обусловленную, очевидно, изменениями пигментов группы антоциана или флавоноидов. Переход буровой осенне-зимней окраски кипарисовых в обычную зеленую происходит очень быстро, буквально за несколько дней, с наступлением устойчиво теплой весенней погоды (апрель в условиях Еревана). Несколько медленнее восстанавливается зеленая окраска таксодиевых.

В пределах семейства сосновых сезонное изменение окраски наиболее ясно проявляется у рода *Pinus*. Имеются единичные указания в литературе о зимней потере окраски других хвойных пород из семейства сосновых (*Picea*, *Abies*, *Pseudotsuga*). В отличие от кипарисовых и таксодиевых, зеленая окраска хвои сосны осенью или зимой переходит в желтоватую окраску разной интенсивности, обусловленную изменчивостью зеленых (хлорофилл) и желтых пигментов (каротин и ксантофилл). Характерно и то, что восстановление зеленой окраски хвои у сосны растягивается на более долгий срок и завершается обычно только в мае-июне (в условиях Еревана).

Потеря зеленой окраски листы значительно снижает декоративную ценность хвойных пород, широко применяемых в озеленении городов, а поэтому исследование природы сезонной изменчивости хвои представляет не только научный, но и практический интерес. Ежегодные сильные изменения пигментного состава, связанные с потерей зеленой окраски, сопутствующее этому вероятное снижение фотосинтеза и другие нарушения отрицательно влияют на рост и развитие растений. Во многих случаях верхушки хвоинок не восстанавливают весной зеленую окраску, буреют и засыхают, т. е. теряется часть ассимиляционной площади.

Интересно отметить, что в США, где выращивание сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) в качестве рождественской елки носит промышленный характер, за последние годы были проведены исследования для выяснения сущности пожелтения хвои и разработки мероприятий по сохранению зимой зеленой окраски [11, 12].

В наиболее полной сводке по этому вопросу [12] отмечается, что несмотря на более чем 120-летний период исследований причина потери зеленой окраски хвои окончательно не выяснена. Herhold [12] предложил вероятно самый подходящий термин «сезонное обесцвечивание» (seasonal discoloration) для обозначения явления потери зеленой окраски хвои у сосны обыкновенной. Учитывая отсутствие соответствующей сводки в отечественной литературе, приводим краткий обзор существующих исследований.

Еще в 1837 г. Mohl [9] отметил, что листья различных видов *Pinus*, *Abies*, *Taxus*, *Thuja* и *Juniperus* принимают в зимний период грязно-желтый цвет (в условиях Средней Германии), но весной снова зеленеют. Последующие более глубокие исследования выяснили до известной степени ход сезонного изменения окраски хвои.

Осенью верхушки хвоенок обесцвечиваются (теряют зеленую окраску) раньше и сильнее, в то время как цвет нижних частей хвоенок изменяется слабее или сохраняется. Верхняя сторона хвои желтеет сильнее, чем нижняя; хвоя у верхушек ветвей также обесцвечивается сильнее [12]. Хлоропласты отодвигаются от стенок клетки и скучиваются вокруг ядра, причем этот процесс начинается в клетках центральной части хвоеинки и перемещается к периферии хвои [12]. С ходом этого процесса хлоропласты разрушаются и полностью исчезают, а их содержимое диффундирует в протоплазму [12].

Весной диффузный хлорофилл исчезает и хлоропласты снова принимают свое правильное расположение [12]. Обесцвечивание может происходить и без разрушения хлоропластов. Сообщаемые разными авторами сроки начала обесцвечивания хвои колеблются от сентября до начала декабря, в зависимости от систематического положения изученного растения и климата данной местности [12]. Степень пожелтения увеличивается до конца зимы или начала весны, а зеленая окраска внезапно возвращается весной [12]. Подобная же картина обесцвечивания описана для *Pinus banksiana*, *Juniperus virginiana* и для ели [12].

Некоторыми исследователями, в частности, лесоводами, изучавшими вопросы географической изменчивости сосны, твердо установлено, что сезонное пожелтение хвои наиболее типично проявляется у сосны обыкновенной. Выявлено, что способность к пожелтению генетически обусловлена, не теряется с возрастом, наследуется в потомстве и при переносе в другие местности [12].

Швейцарским лесоводом Энглером [10] впервые были проведены обстоятельные исследования, выяснившие существование географических рас обыкновенной сосны, резко отличающихся по зимней окраске хвои; этим автором были сформулированы экологические закономерности в явлении обесцвечивания хвои и зависимость такового от факторов среды. Объектом изучения явились молодые 4-летние сеянцы *Pinus silvestris*, выращенные из семян, происходящих из Средней, Северной и Восточной Европы. В результате тщательного описания степени пожел-

тения хвои в январе, в условиях Цюриха, Энглер выделил 4 группы географических образцов сосны. К первой группе он отнес сосны из Урала и Скандинавии, хвоя которых желтеет раньше и сильнее всего. Во вторую группу входят альпийские образцы, тоже интенсивно желтеющие. Мало меняющие окраску швейцарские и немецкие расы относятся к третьей группе, между тем как французские, бельгийские и шотландские расы, совершенно не обесцвечивающиеся зимой или меняющие окраску очень слабо, входят в четвертую группу. Таким образом было выявлено, что зимняя окраска хвои зависит от географической широты и высоты местопроисхождения образца. По мнению Энглера, желтовато-бурая зимняя окраска хвои является приспособлением к континентальному климату с холодной и сухой зимой. Он предполагает, что зимняя окраска вызывается сильной инсоляцией, энергичным испарением, пониженным водопоглощением и низкой температурой.

Специальными опытами было показано, что повышение температуры и улучшение водоснабжения, происходящее при переносе пожелтевших растений в середине зимы в тепличные условия приводит к быстрому восстановлению зеленой окраски хвои. Наконец, Энглером же впервые было высказано предположение о том, что пожелтение хвои связано с накоплением в хвое желтых пигментов (каротина и ксантофилла), которые, по его предположению, являясь переносчиками кислорода, способствуют дыхательному процессу, затрудненному в условиях холодной зимы.

Краус приписывал обесцвечивание хвои только низкой температуре, а не свету, т. к. окраска восстанавливается под влиянием повышающейся температуры [12]. Начало обесцвечивания, по мнению Кенитца, [12] не зависит от первого заморозка, однако низкая температура является содействующим фактором. Haberlandt и Kraus [12] предположили, что разрушительное влияние холода на протоплазму и хлоропласты может создать условия для распада хлорофилла под действием органических кислот, возникающих при переходе крахмала в масла. Имеет значение и спектральный состав света, т. к. в опытах Hacskeylo и Goslin [13] побеги *Pinus silvestris*, покрытые красной пленкой, сохраняли зеленую окраску от сентября до декабря, тогда как черная, синяя и бесцветная пленки не давали эффекта. Mohl [9] и Engler [10] считали, что неблагоприятные почвенные условия способствуют зимнему обесцвечиванию хвои, а молодые растения более подвержены таковому, по сравнению с взрослыми деревьями.

Имеются основания предполагать, что такой всесторонне действующий фактор, как фотопериод также влияет на зимнюю окраску хвои [15]. В последнее время, благодаря обширным экспериментам Герхольда [11, 12], установлено значение основных микроклиматических факторов и минерального питания для сезонной окраски хвои. Вместе с тем выяснена до некоторой степени роль количественной и качественной динамики пигментного состава хвои в этом явлении. Прежде всего этими опы-

тами убедительно показано, что зимняя окраска хвои не зависит от режима минерального питания, не имея ничего общего с разнообразными симптомами ненормальной окраски листовой, вызываемыми дефицитом отдельных минеральных элементов или нарушением их соотношения. Выяснено, что освещение, длина дня и температура воздуха играют важную роль в сезонном изменении окраски, оказывая свое влияние на процессы синтеза и разрушения хлорофилла, от которых зависит окраска листовой. Не замечается какого-либо влияния относительной влажности воздуха. Поскольку обесцвечивание почти полностью устранялось ослаблением интенсивности солнечного освещения (затенением), автор предполагает, что сильная инсоляция является важнейшим фактором разрушения хлорофилла, а следовательно, и обесцвечивания хвои. Ведущими факторами среды Герхольд считает укороченные фотопериоды и низкие температуры осени и зимы, наряду с интенсивным солнечным освещением. Сущность процесса обесцвечивания хвои состоит в том, что солнечное освещение разрушает хлорофилл после того, как фотосинтез ослаблен короткими осенними днями и низкими температурами. При этом играют роль и ослабленный синтез хлорофилла и его разрушение растительными кислотами. Наиболее вероятно, в условиях коротких фотопериодов и низких температур хлорофилл оказывается более подверженным фотооксидации вследствие подавления фотосинтеза. В пользу последнего предположения говорит то обстоятельство, что потеря зеленой окраски может быть ослаблена или полностью предотвращена ослаблением интенсивности инсоляции или фильтрацией части солнечного спектра поглощаемой хлорофиллом.

Для объяснения расовых различий сосны обыкновенной Герхольд выдвигает общеизвестные факты о наличии фотопериодических экотипов сосны обыкновенной, раньше впадающих в зимний покой [14]. Указывается, что северные расы, имеющие сильно желтеющую хвою, впадают в покой раньше [10, 15] и, к тому же, накапливают больше масла в хвое [12]. Изучение динамики пигментного состава хвои у 6 географических рас сосны обыкновенной показало, что северные расы (скандинавские) содержат больше хлорофилла летом и меньше зимой, по сравнению с центрально-европейскими расами. Наряду с этим содержание желтых пигментов (каротиноидов) в феврале было больше у всех рас. Таким образом, по мнению Герхольда, непосредственной причиной обесцвечивания хвои является уменьшение содержания общего хлорофилла и, в определенной мере, также повышение содержания каротиноидов. Биологическое и экологическое значение обесцвечивания хвои сосны сводится к следующему [12]. Изменение окраски хвои сосны — это сезонный и обратимый процесс, приуроченный только к периоду покоя растений. Поскольку до настоящего времени не найдено доказательств полезного приспособительного значения сезонной потери зеленой окраски (т. е. снижения содержания хлорофилла), это явление следует рассматривать как косвенный результат физиологических изменений, по-

средством которых некоторые расы сосны обыкновенной приспособляются к зимнему климату их местообитаний.

В заключение обзора следует отметить две недавно опубликованные отечественные работы, затрагивающие явление сезонной изменчивости окраски хвои у сосны. Л. Ф. Правдин и К. Г. Щербина [6] изучили годовую динамику содержания общего хлорофилла ($a+b$) в хвое пяти географических образцов сосны обыкновенной (10-летнего возраста), в условиях Подмосковья. Выяснено, что хвоя северных образцов (Архангельская область) содержит значительно меньше хлорофилла во все сезоны года. Максимальное содержание хлорофилла отмечается в летние месяцы, минимальное в зимние, при соотношении от 3 : 1 до 2 : 1 (в зависимости от географического происхождения образца). Интересно указание о том, что разница в температуре почвы и воздуха в ранне-весенний период и связанное с этим ухудшение водоснабжения может быть причиной снижения содержания хлорофилла в хвое.

Исследования П. А. Генкеля и Е. И. Барской [2] имеют лишь косвенное отношение к сезонной изменчивости окраски хвои. Эти авторы, в результате микроскопического изучения состояния и распределения хлоропластов в клетках ели (*Picea excelsa*), установили, что пластидный аппарат, подобно окраске хвои, также претерпевает сезонные изменения. Зимой в покоящихся растениях ели хлоропласты скучиваются вокруг ядра, а весной, летом и осенью, в состоянии вегетации растений, хлоропласты равномерно распределены в протоплазме. В отличие от многих других растений у ели не замечается явление агглютинации, при котором хлоропласты теряют свою структуру. Авторам не удалось экспериментально (воздействием отрицательных температур на хвою) вызвать скучивание хлоропластов вокруг ядра, из чего они заключают, что зимнее их распределение связано с комплексом физиолого-биохимических и цито-морфологических изменений, происходящих в покоящихся клетках. Предполагается, что усиление связи хлоропластов с ядром в зимнее время может явиться защитной реакцией неустойчивых пластид к действию низких температур.

Приведенный обзор литературы показывает, что биологически весьма интересное и довольно сложное явление сезонной окраски хвои изучено далеко недостаточно. Имеющиеся исследования относятся только лишь к одному виду сосны (*Pinus silvestris*), между тем, как сезонная окраска хвои встречается у многих видов сосны, не говоря уже о других родах хвойных, происходящих из умеренного пояса. Следует предполагать, что физиологическая природа и биологическое значение осенне-зимней окраски хвои будут различными в зависимости от таксономической принадлежности растений и климатических условий местопроизрастания. Отметим также, что существует онтогенетическая изменчивость сезонной окраски. Так, например, у некоторых видов сосен умеренного и холодного климата, по нашим наблюдениям в Ереване, хвоя однодвухлетних сеянцев с наступлением осенних холодов приобретает фиолетово-буроватый оттенок (связанный с антоциановыми пигментами), тог-

Таблица 1

Глазомерная оценка осенне-зимнего пожелтения хвои в интродукционном питомнике Ереванского ботанического сада

Название вида и происхождение образца	Степень пожелтения хвои в январе—феврале 1960/61 гг.	Родина вида
<i>Pinus silvestris</i> L. Кировская обл.	Очень сильная по всей хвое	Зап. Европа, Сибирь, Европейская часть СССР
<i>Pinus silvestris</i> L. Волгоградская обл.	Сильная .	.
<i>Pinus tabulaeformis</i> Carr. Пекин	Сильная .	Центр. и Западн. Китай
<i>Pinus tabulaeformis</i> Carr. Пекин	Сильная .	.
<i>Pinus thunbergii</i> Parl. Батуми	Средняя .	Япония
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	Средняя .	Сев. Америка, от 45° до 68° с. ш.
<i>Pinus sibirica</i> (Rupr.) Mayr.	Средняя .	Сибирь и северо-восток европ. части СССР
<i>Pinus nigra</i> Arn. Кировгр. обл.	Слабая .	Средняя и Южная Европа
<i>Pinus nigra</i> Arn. Боржомский р-н	Очень слабая	.
<i>Pinus flexilis</i> James Аризона	Слабая .	Запад Северн. Америки
<i>Pinus scopulorum</i> Lemm. Липецкая обл.	Очень слабая .	.
<i>Pinus jeffreyi</i> Balf. Калифорния	Очень слабая .	.
<i>Pinus excelsa</i> Wall. Батуми	Очень слабая .	Гималай и Гиндукуш
<i>Pinus hamata</i> D. Sosn. Ереван	Очень слабая .	Кавказ, Крым
<i>Pinus montana</i> Mill. Липецкая обл.	Очень слабая, только на верхушках хвоинок	Горы Зап. Европы
<i>Pinus montana</i> subsp. <i>mughus</i> Willk. Польша	. .	.
.	. .	.
<i>Pinus sabiniana</i> Dougl. Калифорния	Не желтеет	Калифорния
<i>Pinus eldarica</i> Medw. Тбилиси	. .	Восточное Закавказье
<i>Pinus pithyusa</i> Stev. Сочи	. .	Западное Закавказье
<i>Pinus brutia</i> Ten. Душанбе	. .	М. Азия, Кипр, Крит Южная Италия
<i>Pinus Pallasiana</i> Lamb. Ялта	Слабая на верхушках хвоинок	Крым, Зап. Закавказье, Зап. Анатолия, Балканы

да как в более старшем возрасте сеянцев хвоя этих же видов приобретает осенью и зимой желтоватый оттенок (*Pinus silvestris*, *P. tabulaeformis*, *P. densiflora*, *P. echinata*, *P. massoniana*, *P. virginiana*, *P. banksiana*). Имеются основания предполагать, что проявление сезонной окраски хвои одного и того же вида или образца сосны зависит от климата местности. Так, первые же наши наблюдения в зиму 1961/1962 гг. показали, что в Кироваканском ботаническом саду хвоя молодых сеянцев *P. tabulaeformis* желтеет очень слабо, а у взрослых деревьев *P. silvestris* и *P. banksiana* пожелтение также слабое. В противоположность этому в Ереванском ботаническом саду хвоя этих же видов интенсивно желтеет в осенне-зимний период. Приводимые ниже в табл. 1 результаты наших наблюдений, проведенных над 4—8-летними саженцами в Ереванском саду, подтверждают, что свойство зимней окраски хвои проявляется не только у географических рас сосны обыкновенной, как это ранее было установлено другими исследователями. Многие другие виды *Pinus* также склонны в той или иной степени к осенне-зимнему обесцвечиванию хвои. Данные табл. 1, вместе с приведенными выше нашими наблюдениями об антоциановой окраске 1—2-летних сеянцев, ясно показывают, что осенне-зимнее изменение окраски проявляется у более северных видов, происходящих из областей умеренного и холодного климата. В противоположность этому у видов сосны более южного происхождения хвоя не меняет окраску в холодное время года или меняет очень слабо. К таким видам относятся в нашей коллекции *Pinus Pallasiana*, *P. hamata*, *P. eldarica*, *P. sabiniana*, *P. pithyusa*, *P. bruttia*, *P. Jeffreyi*, *P. nigra* и др. Однако еще более интересно то обстоятельство, что сезонное изменение окраски (как пожелтение, так и появление антоцианового оттенка) почти полностью локализуется в пределах секции *Eupitys* рода *Pinus*. Из относящихся к этой секции видов, наиболее типичная сезонная окраска отмечена у крупного сборного вида *Pinus silvestris* и близкородственных последнему китайско-японских видов (*P. tabulaeformis*, *P. densiflora*, *P. massoniana*, *P. yunnanensis*, *P. thunbergii*).

Не менее закономерно и весьма показательно и то, что все южные по происхождению виды секции *Eupitys*, в частности те, которые можно объединить в два сборных крупных вида — *Pinus nigra* в широком смысле (т. е. *Pinus nigra* Arn., *P. laricio* Poir., *P. Pallasiana* Lamb.) и *Pinus halepensis* в широком смысле (т. е. *P. bruttia* Ten., *P. eldarica* Medw., *P. pithyusa* Stev., *P. Stankewiczii* Fom.), а также *P. hamata* из группы обыкновенных сосен (*Pinus silvestris* sens. lat.) почти полностью лишены свойства сезонной окраски. Антоциановая окраска осенней хвои у них вовсе отсутствует, а пожелтение хвои слабо проявляется только на верхушках хвоинок. Наблюдающееся иногда более сильное сплошное пожелтение хвои носит необратимый характер, обозначая обмерзание хвои, которая в этом случае с наступлением весны высыхает полностью.

Единственным исключением из описанных выше правильностей

эколого-географического и таксономического характера является сосна горная (*Pinus montana* Mill.), происходящая из альпийского пояса Западной Европы. Эта сосна также относится к двухвойным видам секции *Eurpitys*; в систематическом отношении и по своей природе она очень близка к *Pinus silvestris* sens. lat. и может считаться высотным экотипом последнего. Между тем все имеющиеся у нас образцы *Pinus montana* почти не меняют зимой окраску хвои. По всей вероятности сравнительно влажный климат природного ареала горной сосны (Альпы, Карпаты, Пиринеи) и то, что низкорослые растения этого вида зимуют под снегом, а может быть своеобразные качественные и количественные особенности солнечной инсоляции в высоких горах, не способствовали выработке признака сезонной окраски хвои у этого вида.

Как указывалось выше, из числа широко используемых в озеленении Еревана видов сосны осенне-зимнее пожелтение хвои ежегодно проявляется у сосны обыкновенной. Осенью 1959 г. мы впервые обратили внимание на то, что хвоя взрослых 26—27-летних деревьев этого вида в парке Ереванского ботанического сада интенсивно пожелтела к началу декабря, тогда как рядом стоящие деревья сосны крючковатой (*Pinus hamata*) остаются зелеными. Ознакомление с литературой вопроса и наблюдения в питомнике над другими видами привели нас к некоторым заключениям, изложенным выше. Однако следовало еще выяснить, какими изменениями в пигментном составе обусловлено то, что хвоя сосны обыкновенной желтеет, а хвоя близко родственной к ней сосны крючковатой (по существу являющейся южным экотипом сосны обыкновенной) остается зеленой. Учитывая почти полное отсутствие литературных сведений о видовой специфике сезонной динамики пигментов хвои, мы сочли необходимым провести соответствующие анализы пигментного состава хвои в начале и середине зимы, когда она желтеет и весной — в начале лета, после восстановления нормальной зеленой окраски. Исследовалась однолетняя хвоя боковых ветвей нижнего или среднего яруса. Пробы брались 13.I, 5.II, 8.IV, 15.XI.60 г. и 16.II, 13.IV, 27.V.61 г. В первом цикле анализов (с 13.I. по 8.VI.60 г.) анализировалась хвоя взрослых (26-летних) деревьев двух видов сосны (*P. silvestris* и *P. hamata*); во втором цикле, кроме этих видов исследовалась также хвоя молодых 6—9-летних растений *P. tabulaeformis* и *P. silvestris* (оба сильно желтеющие). Кстати сказать, образец последней, происходящий из Кировской области, оказался наиболее сильно желтеющим во всей нашей коллекции, насчитывающей около 40 видов и образцов.

Зимы 1959/1960 и 1960/1961 гг. были довольно типичны для климата Еревана, умеренно-холодные, но не суровые. В зиму 1959/1960 гг. абсолютные минимумы температуры воздуха достигали: —11°C в ноябре, —15°C в декабре, —21° в январе 1960 г., —14° в феврале, —10° в марте. В зиму 1960/1961 года абсолютные минимумы температуры достигали по месяцам следующих величин: —9,8°C (ноябрь), —11° (декабрь), —17,8° (январь 1961 г.), —17,6° (февраль), —21° (март). Как видим, оба

зимних сезона были сходные, differing лишь периодами наступления самых низких температур. В зиму 1959/1960 гг. самая сильная волна холода была в конце января, тогда как зимой 1960/1961 гг. имело место и второе похолодание в конце февраля — начале марта. Приводимые далее данные о количественных изменениях пигментного состава (табл. 2 и 3) ясно показывают, что именно в эти самые холодные периоды происходили существенные изменения в пигментном составе хвои, в соотношении ее зеленых и желтых пигментов. Самое интенсивное пожелтение хвои также наблюдалось в самые морозные периоды и непосредственно за ними.

Методика определения пигментов хвои. Навеска сырой хвои весом в 2,5 г после тщательного растирания в ступке обрабатывалась 98% метиловым спиртом до полного обесцвечивания. Полученная вытяжка отфильтровывалась через бумажный фильтр в мерную колбу емкостью 15—20 мл. После этого 2 мл вытяжки наносилось линейно на быструю хроматографическую бумагу микропипеткой. Распределение пигментов производилось нисходящим хроматографированием с применением в качестве растворителя смеси бензина, петролейного эфира и ацетона (10 : 25 : 2, Годнев, Шлык, 1959). Элюция пигментов производилась ацетоном; объем элюата во всех случаях доводился до 5 мл. Количество пигментов определялось фотоэлектрокалориметром марки ФЭК. Второй цикл анализов с ноября 1960 г. по май 1961 г. проводился по методу Е. Г. Судьиной [7], при котором для извлечения пигментов применялся ацетон вместо метилового спирта.

В табл. 2 и 3 показано содержание различных пигментов в процентах от общего содержания пигментов.

Таблица 2

Количество зеленых и желтых пигментов в сырой хвое сосны
в % от общего количества пигментов (1960 г.)

Пигменты	<i>Pinus hamata</i> (26 лет)			<i>Pinus silvestris</i> (26 лет)		
	январь	февраль	июнь	январь	февраль	июнь
а хлорофилл	44,9	53,3	55,0	34,0	32,4	48,0
б хлорофилл	20,3	9,7	15,6	13,5	4,4	15,1
с каротин	26,7	24,2	20,7	44,0	45,7	26,2
х ксантофилл	8,1	12,8	8,7	8,5	17,5	10,7
а + б	65,2	63,0	70,6	47,5	36,8	63,1
с + х	34,8	37,0	29,4	52,5	63,2	36,9
$\frac{а + б}{с + х}$	1,9	1,7	2,4	0,9	0,6	1,7

Таблица 3

Количество зеленых и желтых пигментов в сырой хвое сосны в % от общего количества пигментов (1960—1961 г.)

пигменты	вид	ноябрь	февраль	апрель	май		ноябрь	февраль	апрель	май		ноябрь	февраль	апрель	май
а хлорофилл	Pinus hamata (26 лет)	75,3	70,9	65,4	68,5	Pinus silvestris (26 л.)	77,4	67,5	64,9	64,5	Pinus silvestris (8 л.)	70,4	64,9	62,3	67,0
б хлорофилл		12,7	10,2	11,2	13,4		10,6	9,7	8,1	10,5		11,2	9,4	7,6	18,0
с каротин		3,4	8,0	9,4	7,4		3,9	10,2	13,5	10,5		9,3	13,4	15,2	7,2
х ксантофилл		8,6	10,9	14,0	10,7		8,1	12,6	13,5	14,5		9,1	12,3	14,9	7,8
а+б		88,0	81,1	76,6	81,9		88,0	77,2	73,0	75,0		81,6	74,3	69,9	85,0
с+х		12,0	18,9	23,4	18,1		12,0	22,8	27,0	25,0		18,4	25,7	30,1	15,0
$\frac{а+б}{с+х}$		7,3	4,3	3,3	4,5		7,3	3,4	2,7	3,0		4,4	2,9	2,3	5,6
а хлорофилл	Pinus tabulaeformis (8 л.)	66,1	58,4	56,6	58,0	Pinus Pallasiana (9 л.)	Нет данных	76,7	68,1	70,0	Pinus hamata (8 л.)	Нет данных	69,2	63,5	70,9
б хлорофилл		14,9	13,7	11,8	18,2			12,6	11,1	13,0			10,4	9,6	13,2
с каротин		7,9	12,6	13,6	11,3			4,3	8,9	8,0			8,6	12,5	7,2
х ксантофилл		11,9	15,3	18,0	12,5			6,4	11,9	9,0			11,8	14,4	8,7
а+б		81,0	72,1	68,4	76,2			89,3	79,2	83,0			79,6	73,1	84,1
с+х		19,0	27,9	31,6	23,8			10,7	20,8	17,0			20,4	26,9	15,9
$\frac{а+б}{с+х}$		4,3	2,6	2,2	3,2			8,3	3,8	4,8			3,9	2,7	5,3

Обсуждая полученные результаты анализов можем отметить следующее: в зимней хвое (февраль), по сравнению с восстановившей свою окраску летней (июнь) хвоей произошли следующие изменения в пигментном составе. Резко понизилось содержание хлорофилла «б» у обоих видов сосны, но значительно сильнее у *P. silvestris*. Содержание же хлорофилла «а» у *P. hamata* почти не изменилось, тогда как у *P. silvestris* заметно уменьшилось, хотя и слабее чем хлорофилла «б».

В противоположность зеленым пигментам, суммарное содержание желтых пигментов в хвое обоих видов увеличивается зимой по сравнению с летом. При этом заметно, что у *P. silvestris* количество желтых пигментов возрастает зимой очень сильно, а у *P. hamata* — незначительно. В результате подобной тенденции меняется соотношение зеленых пигментов к желтым, что наиболее резко сказывается у *P. silvestris* (1,7 в июне против 0,9—0,6 в феврале, по сравнению с 2,4 и 1,9—1,7 у *P. hamata*). Отсюда можно заключить, что непосредственной причиной желтой зимней окраски хвои являлось скорее всего количественное преобладание желтых пигментов. В противоположность этому в нежелтеющей зимой хвое *P. hamata* даже зимой преобладают зеленые пигменты. Характерно и то, что даже после восстановления нормальной окраски (июнь) содержание желтых пигментов в хвое *P. silvestris* выше, чем у *P. hamata*, а количество зеленых пигментов (а+б), наоборот, значительно выше у последнего вида. Соотношение летнего максимума и зимнего минимума общего содержания хлорофилла составляет 3,4 для *P. silvestris* и 1,7 у *P. hamata*. Это опять-таки наглядно показывает, что зимнее пожелтение хвои *P. silvestris* связано с более резкой убылью хлорофилла по сравнению с *P. hamata*. Для сравнения укажем, что в условиях Подмосковья соотношение летнего максимума и зимнего минимума общего хлорофилла в хвое сосны обыкновенной колеблется от 3 до 2, в зависимости от географического происхождения образца [6].

Переходя к обсуждению результатов второго цикла анализов в зимне-весенний период 1960/1961 г., видим следующее. Так же, как и в 1959/1960 гг., сказалась тенденция снижения содержания хлорофилла «б» в холодный период, однако таковая резко выражена только у молодых растений тех видов, хвоя которых наиболее сильно желтеет (*P. silvestris* из Кировской области и *P. tabulaeformis*). Суммарное содержание желтых пигментов зимой сильнее всего повысилось опять-таки у видов с более пожелтевшей хвоей (у 6-летних растений *P. silvestris* из Кировской области и 9-летних — *P. tabulaeformis*). У *Pinus hamata* и взрослых деревьев *P. silvestris* зимнее увеличение желтых пигментов проявилось слабее, чем в предыдущем году. Соотношение зеленых пигментов к желтым у желтеющих видов уменьшается от лета к зиме в 1,5—2 раза.

Таким образом, результаты анализов за оба года по существу оди-

наковы*. На основании их можно заключить, что непосредственной главной причиной пожелтения хвои некоторых видов сосны является снижение содержания зеленых пигментов, происходящее на фоне повышения количества желтых.

Учитывая имеющиеся в литературе сведения об окислительной роли дыхательных желтых пигментов [10], особенно при пониженных температурах [8], нами была определена интенсивность дыхания хвои зимой (23—25.XII.60 г.) и весной (27—30.V.61 г.). Определения проведены аппаратом Варбурга на однолетней хвое 8 видов сосны. Приведенные в диаграмме данные показывают, что интенсивность дыхания хвои зимой у пожелтевших видов намного выше, чем у видов с зеленой хвоей. С восстановлением нормальной зеленой окраски весной интенсивность дыхания желтеющих видов сильно ослабляется, приближаясь к величине таковой у нежелтеющих видов.

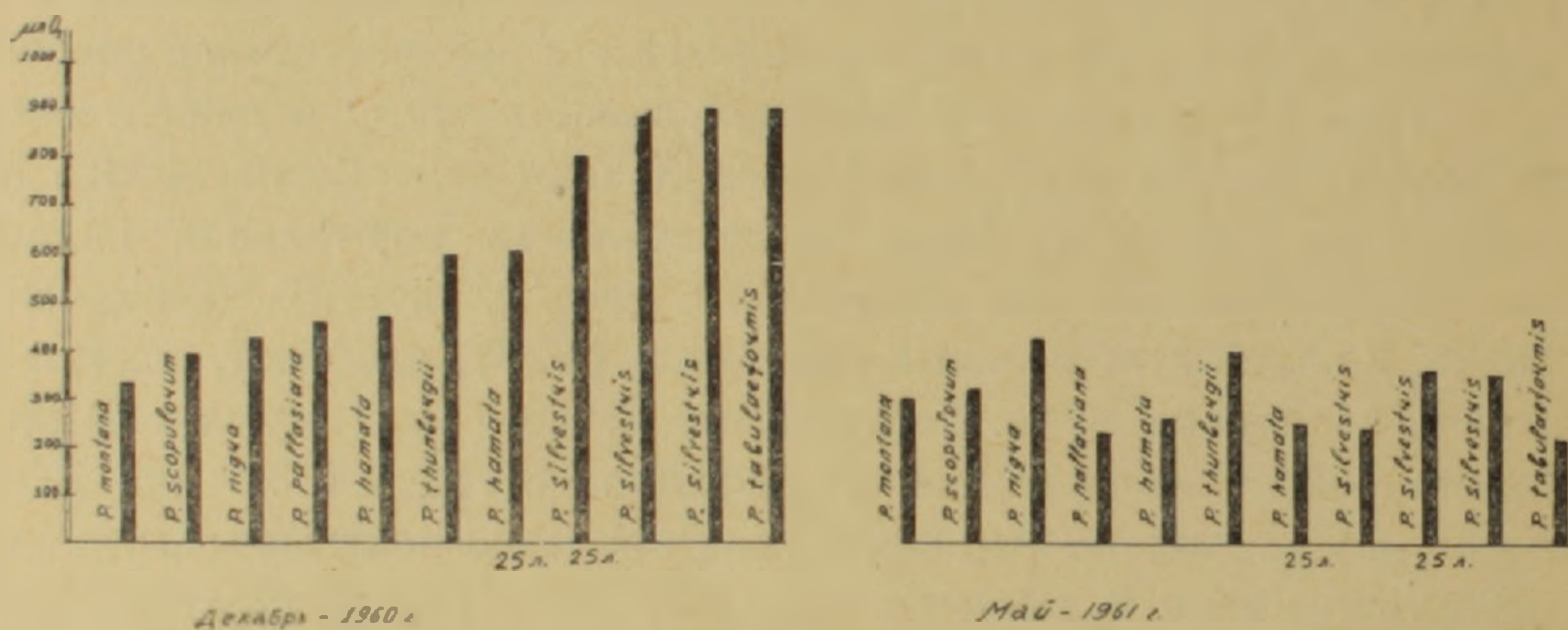


Диаграмма. Интенсивность дыхания 1 г сырой хвои некоторых видов сосны за 1 час в мл O₂.

Повышение интенсивности дыхания сосны обыкновенной зимой отмечалось ранее Я. Ф. Ворошильской [1] в условиях Москвы. Этот автор, основываясь на существующее в новейшей литературе мнение об экологическом значении усиленного дыхания и фотосинтеза северных растений (Müller, 1926; Wager, 1941), подчеркивает важную роль дыхания в процессе приспособления растений сосны к пониженным зимним температурам.

Хорошо согласуясь с этим высказыванием, наши данные об усилении дыхания северных видов сосны зимой и отсутствии этой тенденции у южных видов наглядно подтверждают приспособительный характер зимней интенсивности дыхания и связанного с этим явления пожелтения хвои.

* Разница в процентном содержании пигментов в разные годы объясняется различиями в методике извлечения пигментов. Кроме того нужно отметить, что минимальное содержание хлорофиллов и максимальное — желтых пигментов в 1961 г. наблюдалось несколько позже (в марте — начале апреля), чем в 1960 г., т. к. самые сильные холода имели место в марте.

В ы в о д ы

В результате изучения сезонной изменчивости окраски хвои сосны в условиях Еревана и обсуждения литературных данных установлено следующее:

1. Описанное рядом исследователей обесцвечивание хвои сосны обыкновенной (*P. sylvestris*) в холодное время года свойственно и некоторым другим видам сосны умеренного пояса. Наиболее сильное и типичное зимнее пожелтение хвои происходит у двухвойных сосен секции *Eupitys*, а в пределах последней это свойство локализуется у географически широко распространенного вида *P. sylvestris* и близкородственных ему видов, происходящих из стран умеренного климата Евразии—*P. tabulaeformis*, *P. thunbergii*, *P. densiflora*, *P. massoniana*, *P. yunnanensis* и др.). Южные по происхождению виды секции *Eupitys* (*Pinus nigra*, *P. Pallasiana*, *P. laricio*, *P. pinaster*), также как и южные таксоны *P. sylvestris* (например, *P. hamata*) и все средиземноморские двухвойные сосны секции *Banksia* (*P. halepensis*, *P. eldarica*, *P. bruttia*, *P. pithyusa*) лишены свойства сезонной окраски хвои. В пределах рода *Pinus* сезонное обесцвечивание встречается и у некоторых других северных видов из различных секций (*Pinus sibirica* из секции *Cembrae*, *P. banksiana* из секции *Banksia*, *P. excelsa* из секции *Strobus*). Однако у этих видов оно менее типично выражено, чем у *P. sylvestris* и родственных ей форм.

2. Отмеченная выше закономерность эколого-географического характера, ранее известная только для сосны обыкновенной [10], убедительно свидетельствует о приспособительном значении зимней окраски, однако сущность и полезность последней еще не выяснены полностью.

Антоцианово-бурая окраска хвои 1—2-летних растений, проявляющаяся по нашим наблюдениям у сосны обыкновенной и близкородственных ей видов секции *Eupitys*, является другим онтогенетическим вариантом сезонного обесцвечивания хвои. Приспособительное теплорегулирующее значение антоциановой окраски кажется весьма вероятным (Т. П. Некрасова [5], Г. М. Козубов [4]), однако в отношении листьев рода *Pinus* и вообще хвойных растений требует экспериментальных доказательств. Усиление дыхания пожелтевшей хвои, выявленное в настоящей работе для видов наиболее склонных к сезонной окраске, в связи с литературными сведениями об участии желтых пигментов в дыхании и экологической природе усиленного дыхания северных растений, как будто дает указания на механизм приспособительного действия пожелтения.

3. В условиях континентального полупустынного климата Еревана, с его сухой, довольно холодной и солнечной зимой, сезонная окраска хвои выражается резко. Пожелтение хвои начинается с наступлением ночных заморозков (октябрь — ноябрь). Нормальная зеленая окраска полностью восстанавливается в конце весны — начале лета.

4. Непосредственной причиной зимнего пожелтения хвои следует

считать изменение соотношения желтых и зеленых пигментов. У видов, склонных к обесцвечиванию хвои, желтые пигменты в холодное время года количественно преобладают над зелеными. У видов с нежелтеющей хвоей пигменты также увеличиваются зимой, но преобладающими остаются зеленые. Наиболее лабильным зеленым пигментом оказался хлорофилл «б», количество которого сильнее всего убывает зимой.

Ботанический сад
АН АрмССР

Поступило 6.VIII 1962 г.

Տ. Գ. ԶՈՒՐԱՐՅԱՆ, Լ. Վ. ԿԵՎՈՐԿՈՎԱ

PINUS ԶԵՂԻ ԱՍԵՂՆԱՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ՍԵՋՈՆԱՅԻՆ ԳՈՒՆԱՎՈՐՈՒՄԸ ԵՎ ՊԻԳՄԵՆՏՆԵՐԻ ԴԻՆԱՄԻԿԱՆ

Ա. մ փ ո փ ո լ մ

Pinus ցեղի ասեղնատերևների սեզոնային գունավորման և պիգմենտների դինամիկայի վերաբերյալ ուսումնասիրություններ կատարելով Երևանի բուսաբանական այգու պայմաններում և ամփոփելով գրականության տվյալները հեղինակները հանգում են հետևյալ եզրակացությանը:

1. Երևանի ցուրտ, չոր և արևոտ ձմռան պայմաններում սոճու շատ տեսակների մոտ ուշ աշնան և ձմռան ընթացքում նկատվում է ասեղնատերևների դգալի գունաթափում (դեղնում):

2. Ասեղնատերևների դեղնելու անմիջական պատճառը պետք է համարել կանաչ ու դեղին պիգմենտների քանակական հարաբերության փոփոխությունը: Սոճու դեղնող տեսակների տերևներում ձմռան ընթացքում դեղին պիգմենտներն զգալիորեն գերակշռում են կանաչներին: Սոճու այն տեսակների մոտ, որոնք ձմռան ընթացքում պահպանում են ասեղնատերևների կանաչ գույնը, ձմռան ընթացքում նույնպես կուտակվում են դեղին պիգմենտներ, սակայն վերջիններս երբեք չեն գերակշռում կանաչ պիգմենտներին:

3. Ասեղնատերևների սեզոնային գունավորումը, որը նախկինում հայտնի էր միայն սովորական սոճու (*Pinus silvestris*) նկատմամբ, հեղինակների կողմից բացահայտված է նաև *Pinus ցեղի* ուրիշ շատ տեսակների մոտ ևս:

Այս չափազանց հետաքրքիր և հարմարողական մեծ նշանակություն ունեցող երևույթը առանձնապես ցայտուն կերպով է արտահայտվում *Pinus ցեղի Eupitys* սեկցիային պատկանող հյուսիսային ծագում ունեցող տեսակների մոտ: Նույն սեկցիային պատկանող հարավային տեսակները, այդ թվում նաև Հայկական ՍՍՏ-ում մշակվող Ղրիմյան (*P. Pallasiana*) և Կովկասյան (*P. haimata*) սոճիները զուրկ են ասեղնատերևների գունավորման նշված առանձնահատկություններից:

4. Շնչառության ուժեղացումը դեղնող տերևների մոտ, ինչպես նաև աշնան և ձմռան ընթացքում երիտասարդ բուսակների անտոցիանային գունավորումը հանդիսանում է ջերմության կանոնավորման միջոց և հետևաբար ունի հարմարողական բնույթ:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Ворошильская Я. Ф. Дыхание и окислительно-восстановительные системы хвойных в связи с их экологическими особенностями. Автореф. канд. дисс. Москва, 1956.
2. Генкель П. А., Барская Е. И. О сезонных изменениях хлоропластов ели. Физиол. раст. т. 7, вып. 6, 645—653, 1960.
3. Деревья и кустарники СССР, БИН АН СССР, т. I, Москва.
4. Козубов Г. М. Бот. журн. т. 47, 2, 276—280, 1962.
5. Некрасова Т. П. Бот. журн., т. 44, 7, 975—78, 1959.
6. Правдин Л. Ф., Щербина К. Г. Тр. Ин-та леса и древесины Сибир. отд. АН СССР, т. 50, 1961.
7. Судьина Е. Г. Образование и накопление хлорофилла в зависимости от активности хлорофилла. Автореф. дисс. Одесса, 1958.
8. Хагер. *Planta*, 49, 5; 957. По РЖ Биология, 8, 1958.
9. Mohl H., *Flora (Ger.)*: 673—702, 705—716; 1837.
10. Engler, A., *Mitt. Schweiz. Zentral. forstl. versuchsw.* 10, 183—386; 1913.
11. Herhold, H. D., *Silvae Genetica*, 8, h. 4, 113—123; 1959.
12. Herhold, H. D., *For. Sci.*, v. 5, 4, 333—343; 1959a.
13. Hecskaylo, Y., and Goslin W. E. Реферат в *For. Abstr.* v. 21, 2, 1960.
14. Vaartaya, O. *Canad. Jour. of Botany*, v. 32, 3; 392—399; 1954.
15. Wettstein-Westerheim W., und Grüll, Huitieme intern. congr. de botanique. Paris. 1954.