

ПРИВИВКИ КЕДРОВЫХ СОСЕН КАК ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЙ

Г.В. Кузнецова¹, Ю.А. Дарикова², Ю.В. Савва²
Е.А. Ваганов², А.М. Грачев²

¹Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
660036 Красноярск, Академгородок 50 стр. 28, e-mail: galva@ksc.krasn.ru

²Институт экономики, управления и природопользования, Сибирский Федеральный Университет
660041 Красноярск, пр. Свободный 79, e-mail: jualeksa@rambler.ru

В статье рассмотрена роль природных и искусственных прививок древесных растений в научных исследованиях и в селекции. Показано значение создания прививочных плантаций на примере основанной в 1963-1965 гг. клоновой плантации кедровых сосен в Красноярском крае. Клоновая плантация кедровых сосен явилась объектом селекционно-анатомических исследований для изучения особенностей роста, биологии семеношения, анатомо-морфологической несовместимости и др.

Ключевые слова: хвойные, прививки, клоновые плантации, кедр сибирский, кедровые сосны, несовместимость

The role of artificial and natural grafts of woody plant is considered in this paper. The role of creation of a graft plantations is illustrated using the example of the clone plantation of Siberian pines in Krasnoyarsk region that was established in 1963-1965. The clone plantation of Siberian pines became an object of conductions multifaceted selective anatomical investigations in order to determine peculiarities of growth, biology of pollination and seed producing, anatomic-morphological incompatibility etc.

Key words: conifers, grafts, incompatibility, *Pinus sibirica*, Siberian pines, clone plantations

ВВЕДЕНИЕ

Биологические особенности лесных деревьев и, прежде всего такие, как позднее наступление периода цветения и семеношения, требуют применения новых методов в осуществлении принципов селекции. К достижениям в этом направлении в первую очередь следует отнести разработку и внедрение в лесохозяйственную практику методов, таких как создание семенных, так и прививочных плантаций позволяющих совмещать генетическое и селекционное улучшение древесных пород. Создание прививочных плантаций, наиболее эффективно обеспечит размножение ценных селекционных форм деревьев, производство гибридных семян и продвижение видов в новые экологические условия.

Методы прививки различных древесных видов (как один из эффективных способов их вегетативного размножения) стали разрабатываться в широком масштабе с момента создания семенных плантаций. Так, исходя из опыта плодоводства и результатов своих исследований датский селекционер Сирах Ларсен (Syrach Larsen, 1956) рекомендовал использовать прививку в практическом лесном семеноводстве для создания семенных плантаций.

Разработка и внедрение этой идеи в практику лесного хозяйства начались несколько позднее в Швеции, где впервые был разработан метод создания специализированных прививочных плантаций, широко используемый в настоящее время, как в России, так и во всех западноевропейских странах, США и Канаде.

Прививки древесных видов растений находят широкое применение на практике, поскольку прививание приводит к улучшению качества плодов, увеличению продуктивности и сокращению ювенильной фазы выращиваемых хозяйственно-значимых

деревьев (Browning and Watkins, 1991; Цапев, 2002; Титов, 2004; Giorgi et al., 2005; Ahmed et al., 2006; Кузнецова, 2007; Mitani et al., 2008; Земляной и др., 2010; Cantin et al., 2010).

Природные и искусственные прививки древесных растений. Прививки древесных растений могут возникать естественным образом в результате срастания стволов или корней деревьев, находящихся в тесном контакте друг с другом, или создаваться искусственно - при пересадке части одного растения, называемой привоем, на другое - подвой.

Описано немало видов древесных растений, между которыми формируется прочный контакт, представляющий собой прививку. В природе такие природные прививки могут возникать как между стволами, так и между корнями деревьев. Частота их распространения зависит от плотности насаждения, в котором чем меньше расстояние между соседними деревьями, тем более вероятно формирование прочного контакта между ними. В условиях плотного насаждения, где деревья вплотную примыкают друг к другу, покачивания, вызванные порывами ветра, приводят к трению стволов деревьев, в результате которого истончается кора, и обнажаются камбиальные зоны, через которые впоследствии деревья срастаются из-за увеличивающегося давления вследствие радиального прироста (Правдин, Некрасов, 1953). По такому же механизму возникает срастание корней, которое в природе является более распространенным по сравнению со стволовым (Janick, 2009).

Чаще всего природные прививки являются внутривидовыми, но описывались случаи и межвидовых самопрививок между разными видами хвойных (Правдин и Некрасов, 1953) и лиственных (Janick, 2009). Природные прививки наблюдались у различных представителей древесных растений, как лист-

венных, например, у одного из видов ольхи, черной вишни, клена, дуба (Janick, 2009), так и у хвойных, произрастающих в разных географических районах России (Правдин и Некрасов, 1953), и в Америке у красной сосны (Janick, 2009). Природные прививки или самопрививки могут влиять на экологию леса (Bormann, 1966), создавая один из путей передачи патогенов (вирусов, грибов) через место контакта (Epstein, 1978) и играть роль в механической стабилизации, придавая устойчивость против ветра (Loehle and Jones, 1990). Между самопривитыми деревьями устанавливается контакт, при котором происходит обмен метаболитами, регуляторами роста, и одно из деревьев, состоящих в паре, может принимать функцию доминантного (Bormann, 1966), однако, такой «союз» во многих работах оценивается как взаимовыгодный.

Имеются данные о благотворном влиянии природных корневых прививок на рост и устойчивость к природным стихиям деревьев (Basnet et al., 1993), а также о поддержании выживаемости затененных деревьев за счет поступления продуктов фотосинтеза соседних, состоящих в паре (Fraser et al., 2006). Природные корневые прививки могут влиять на жизнедеятельность деревьев, привитых к вырубленным деревьям (Taggoux et al., 2010). После частичной вырубки лесонасаждения природные корневые прививки замедляют рост соседнего дерева, остающегося в контакте с вырубленным деревом. Это вызвано тем, что оставшаяся часть вырубленного дерева может поддерживать свое существование на протяжении нескольких лет, используя в качестве источника продуктов фотосинтеза соседнее, привитое посредством прочного корневого контакта (Taggoux et al., 2010). Не исключено, что такое взаимоотношение может быть одним из случаев полупаразитизма.

Обнаружена связь между частотой возникновения корневых самопрививок ниссы лесной (*Nyssa sylvatica* Marsh.), произрастающей в Северной Америке и видом почвы. Наибольший процент корневых самопрививок у этого вида наблюдается в заболоченных местах (Keeley, 1988), что может быть связано со стремлением деревьев к выживанию за счет повышения механической стабилизации и, таким образом, служить подтверждением предположения об адаптивном значении природных прививок. Степень воздействия природных корневых прививок на лесную экологию следует оценивать с учетом частоты их распространения, проследить которую бывает весьма сложно.

Возможно, что методы вегетативного размножения стали осуществлять, основываясь на наблюдениях прививок, возникающих в природных условиях без постороннего вмешательства. На практике при размножении древесных видов издавна применяют различные технические приемы прививки. Прививки в зависимости от вида подвоя бывают гомопластические и гетеропластические.

Компонентами гомопластических прививок являются представители одного и того же вида, в то время как гетеропластические представляют собой союз двух различных видов, чаще всего близкородственных, относящихся к одному роду. Наибольшая

эффективность прививания чаще всего имеет место при создании гомопластических прививок (Ahlgren, 1972; Rojas and Garcia, 1980; Snieszko, 1986 as cited in Jayawickrama et al., 1991), что объясняется наибольшей степенью родства прививаемых компонентов, которая обуславливает благополучное функционирование и развитие прививки. Компоненты гетеропластических прививок зачастую проявляют несовместимость из-за различий в анатомии, морфологии и физиологии, что негативно сказывается на росте прививки и может привести к ее недолговечности. Однако создание гетеропластических прививок порой является обоснованным, поскольку гомопластические прививки часто не оказывают желаемого эффекта. Например, гетеропластические прививки сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) дают более высокие показатели интенсивности роста, в отличие от гомопластических (Матвеева и Кичильдеев, 2006). Необходимость создания гетеропластических прививок возникает и в случае целенаправленного выбора подвоя, обладающего быстрым ростом или способствующего адаптации к различным почвенным условиям (засуха, затопление, соленость, повышенная кислотность или защелачивание), а также придающего устойчивость к заболеваниям, например, к фитофторозу (Hibbert-Frey et al., 2006) и нематодам (Hosomi et al., 2002).

Клоновая плантация кедровых сосен в Красноярском крае. За последние 30 - 40 лет прививки хвойных древесных пород получили в лесоводстве широкое признание как один из приемов селекции. Среди работ по созданию семенных прививочных плантаций особое место принадлежит прививкам кедровых сосен на сосне обыкновенной. Начало первых опытно-поисковых прививок кедра на сосну относится к 30-м годам и связано с работами В.М. Крутовского и О.П. Олисовой в г. Красноярске, А.И. Северовой в 1940г. в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде и продолжены ею в условиях подмосковного Серебряноборского опытного лесничества Института леса АН СССР (Северова, 1958). Изучение прививок проводили в Ивантеевском опорно-селекционном пункте ВНИИЛХА М.И. Докучаева в 1953г. и Е.П. Проказин в 1960 - 1961 гг. под руководством академика ВАСХНИЛ А.С. Яблокова. Аналогичные экспериментальные работы велись также на Урале А.В. Хохриным (1957), в Новосибирске - Н.Ф. Храмовой (1964), в Воронеже М.М. Вересиным (1958), в Ленинграде - Д.Я. Гиргидовым и В.И. Долголиковым (1962), а также - Г.В. Смирновым (1970), в Поволжье - Б.М. Алимбеком (1965), в Башкортостане - А.Е. Рябчинским и В.В. Рябчинской в 1958 - 1961гг., в Красноярске - Н.Ф. Колеговой, М.А. Щербаковой, В.Л. Черепнинным в 1970-1985 гг.

Географические прививки как селекционный прием разведения кедровых сосен описаны Е.В. Титовым в трудах ЦНИИЛГиСа (1977), В.В. Шульгой, В.В. Мосиным (1970); К. Хольцером (Holzer, 1970); М.В. Твеленевым (1972) и В.Н. Непомнящим (1975).

Лабораторией лесной генетики и селекции Института леса СО РАН под руководством А. И.

Ирошников в Красноярском крае на территории экспериментальной базы «Погорельский бор» в 1965 г. была создана прививочная плантация сосны кедровой сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) разного происхождения. При создании семенной прививочной плантации кедра, прививки выполнялись черенками деревьев, произрастающих в разных географических зонах, в разных климатических условиях. Черенки кедра для прививок были получены из более 40 пунктов естественного произрастания кедра сибирского, в число которых входят Свердловская, Тюменская, Кемеровская, Восточно-Казахстанская, Иркутская, Томская, Новосибирская области; Красноярский край; республики Тыва, Саха-Якутия, Бурятия, Хакасия и Горный Алтай (Кузнецова, 2001). В качестве подвоя использовалась сосна обыкновенная в возрасте 4–8 лет, как местный, хорошо растущий вид с устойчивыми качествами.

Для кедра сибирского характерен медленный рост и позднее вступление в фазу репродуктивного развития, при котором семеношение наступает в зависимости от условий его произрастания: в 30–40 лет начинают формироваться стробилы (репродуктивные органы) у кедра, растущего на опушках леса, в 70–80 лет – в условиях средней и южной тайги, и в 140 – 160 лет в условиях сильной затененности (Бех и др., 2009). Одной из целей прививания кедра являлась попытка ускорить наступление семеношения. Известно, что семена (орехи) кедра являются богатым витаминами и минеральными веществами питательным продуктом.

Эксперименты по прививанию сосны сибирской кедровой показали, что кедр, привитый на сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.), отличается интенсивным ростом и более ранним вступлением в фазу семеношения, по сравнению с кедром, выращенным из семян. Привитые черенки, срезанные с дерева, достигшего репродуктивной стадии развития, формируют стробилы уже на 2–3 год с момента прививания, а максимальная продуктивность, выражаемая активным семеношением, и, следовательно, высоким урожаем орехов наблюдается уже на 20-й год с момента прививания (Северова, 1958; Колегова, 1985). В то время как активное семеношение у непривитых деревьев кедра проходит в возрасте 170–240 лет (Бех и др., 2009). Опыты А.Е. Рябчинского и В.В. Рябчинской (1958, 1961) в Башкирии, А.А. Грабовской и В.Г. Смирнова (1966), Г.Ш. Камалтинова (1965) и Б.М. Алимбек (1965) для Поволжья и Н.Ф. Храмовой (1974) в лесостепной зоне Западной Сибири также констатируют раннее семеношение привитых кедров.

Привитые деревья кедра корейского (*Pinus koraiensis* Siebold. et Zucc.) на сосну обыкновенную в Амурской области (Емолкина, 1974), в Московской и Ярославской областях (И.И. Дроздов, 1984) также успешно растут, плодоносят почти ежегодно и дают полноценные семена. Рост кедров сибирского и корейского при прививании на сосну обыкновенную в 6–10 раз превышает рост одновозрастных саженцев, произрастающих в тех же условиях (Северова, 1958).

Кедровые сосны – виды с широкой экологической амплитудой. В условиях лесостепи прививки

кедра при достаточном водообеспечении корня сосны-подвоя находят нормальные условия для роста и развития не только вегетативных, но и генеративных органов. И в первые годы роста видно преимущество размножения прививкой черенков на сосне обыкновенной. Тем не менее, как показал многолетний опыт на клоновой плантации кедровых сосен в Красноярской лесостепи, с возрастом у гетеропластических прививок наблюдается явление анатомо-физиологической несовместимости, в результате чего часть прививок засыхает сразу или в старшем возрасте (Ирошников, 1985). Нашими исследованиями на прививочной плантации выявлено, что прививки кедра на сосне не долговечны и уже в возрасте 25 лет начинают усыхать. Первым признаком усыхания прививки является пожелтение хвои на всем дереве, затем появляется излом стволика в зоне контакта привитых компонентов, разрыв проводящих систем ксилемы и флоэмы в месте соединения компонентов прививки. Сохранность прививок в 35-летнем возрасте, составляла 18–95 %. В других регионах, таких как Московской, Владимирской и Калужской областях к настоящему времени сохранились только единичные деревья. Так, на прививочной плантации кедра сибирского в Гатчине (Ленинградская обл.) из 34 % сохранившихся привитых деревьев имеют несоответствие в росте привоя и подвоя (Дроздов, 1989). По данным Т.Ф. Ковалевой, Т.К. Плишкиной (1984) сохранность кедра корейского, привитого на сосну (Хехцирский лесхоз, Хабаровский край) в возрасте 18 лет, составила 40 %.

О причине несовместимости, аномалий в росте привитых на сосну кедров у различных исследователей единого мнения нет. Несовместимость прививаемых компонентов – распространенное явление, которое на протяжении столетий было бедствием для тех, кто занимался размножением древесных видов. Одни склоны считать неспособность прививаемых компонентов прочно соединиться механически, из-за их преждевременной гибели, обусловленной различиями между подвоем и привоем. Другие считают, что гибель привоя не является следствием прививки, поскольку симптомы несовместимости не проявляются многие годы. Широко распространено мнение, что внутривидовые прививки более успешны, чем межвидовые, межродовые и прививки между представителями разных семейств. Причины несовместимости прививаемых компонентов лучше изучены у фруктовых деревьев, чем у хвойных.

Совместно с лабораторией дендрозоологии Института леса проведены исследования радиального прироста у привоя (кедра) и подвоя (сосны). Показано, что причиной несовместимости привоя и подвоя, является различная интенсивность прироста компонентов прививки по диаметру. В результате различного темпа прироста проводящих тканей у компонентов прививки и несоответствия ширины годичных колец подвоя и привоя дерево погибает (Кузнецова, Савва, 2004).

Поскольку характер срастания прививки кедра на сосну обусловлен генотипически (каждый компонент прививки сохраняет свой ритм роста и развития), то при гетеропластических прививках возмо-

жен подбор компонентов прививки с одинаковым ритмом роста и с одновременным прохождением вегетационных фаз.

Был проведен анализ особенностей анатомической структуры годичных колец у компонентов прививки разных климатипов кедров сибирского, сформированных в те годы, когда ширина годичных колец у привоя и подвоя существенно отличается. Отмечены различия в анатомическом строении годичных колец ксилемы у подвоя, соединенного с привоем разного географического происхождения. Показано, что консервативность генетической системы не абсолютна, а адаптивна, при этом разные климатипы привоя по-разному оказывают воздействие на дифференцировку ксилемы подвоя (Ваганов и др., 2010).

Последняя работа, выполненная на прививках кедров сибирского, показала взаимное влияние подвоя и привоя друг на друга, обусловленное не только гормональной регуляцией, но и участием генетических систем (Ваганов и др., 2010). Однако, необходимо провести более подробное и всестороннее исследование прививок, в частности анатомо-физиологический анализ роста, чтобы раскрыть механизмы, посредством которых осуществляется функционирование организма, состоящего из двух различных генетических систем и взаимное влияние компонентов прививок друг на друга.

Клоновая плантация, концентрирующая генофонд инорайонных популяций, дала возможность изучить характер индивидуальной и географической изменчивости роста, цветение, семеношение прививок кедров и провести опыты по отдаленному внутривидовому скрещиванию для создания новых перспективных гибридных сортов. Исследование прививок кедров, также показало, что, наиболее подходящим подвоем служит кедр сибирский, дающий максимальную эффективность прививания.

Несомненно, что такие уникальные объекты как прививки кедровых сосен, могут внести много нового в понимание координации процессов роста и развития между отдельными органами и тканями многолетних растений. На этих объектах перспективны дальнейшие исследования с помощью не только анатомических, но и генетических методов.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Алимбек, Б.М. Опыт разведения кедров прививками / Б.М. Алимбек // Сборник трудов Поволжского лесотехн. Института. - 1965. - №57. - С. 85-103.
- Бех, И.А. (2009) Кедр — жемчужина Сибири. И.А. Бех [и др.]. — Томск: Печатная мануфактура, 2009. - 50 с.
- Ваганов, Е.А. Анатомия годичных колец у прививок кедров сибирского / Е.А. Ваганов, Г.В. Кузнецова, В.И. Сви́стова, В.Б. Круглов // Лесоведение. — 2010. - №3. - С.59-70.
- Вересин, М.М. Улучшение лесов методом селекции и роль заповедников в этой работе / М.М. Вересин // Труды Воронежского гос. Заповедника. - 1958. - Вып. VIII.
- Гиргидов, С.Д., Долголиков В.И. Отбор маточных деревьев и вегетативное размножение хвойных пород при создании лесосеменных участков. - Л.: ЛенНИИЛХ, 1962. - 32 с.
- Докучаева, М.И. Опыт прививки пятихвойных видов сосны на сосне / М.И. Докучаева // Лесное хозяйство. - 1953. - № 5. - С. 80-82.
- Дроздов, И.И. Хвойные экзоты в лесном хозяйстве // Итоги науки техники. ВИНТИ. Сер. Лесоведение и лесоводство. - Москва, 1989. - Т. 5. - С. 92-149.
- Емолкина, Т.Ф. Рост и состояние прививок сосны и кедров корейского в Амурской области / Т.Ф. Емолкина // Тр. ДальНИИЛХ. - Вып.16. - 1974. - С. 87-91.
- Земляной, А.И. Межклоновая изменчивость кедров сибирского по элементам семенной продуктивности, перспективы отбора / А.И. Земляной, Ю.Н. Ильичев, В.В. Тараканов // Хвойные бореальной зоны. — 2010. — XXVII. - №1-2. - С. 77-82.
- Земляной, А.И. Межклоновая изменчивость кедров сибирского по элементам семенной продуктивности: перспективы отбора / А.И. Земляной, Ю.Н. Ильичев, В.В. Тараканов // Хвойные бореальной зоны. - 2010. - Т. 27. - №1-2. — С. 77-82.
- Ирошников, А.И. Биоэкологические свойства и изменчивость кедров сибирского // Кедровые леса Сибири. - Новосибирск: Наука, 1985. - С.8-40.
- Камалтинов, Г.Ш. Сравнительное изучение пыльцы привитых и маточных кедров // Труды Поволжск. лесотехн. ин-та, 1965. - № 57. - С. 83-91.
- Колегова, Н.Ф. (1977) Географические прививочные плантации сосны и кедров в Красноярской лесостепи. В: Географические культуры и плантации хвойных в Сибири. Наука СО АН СССР, Новосибирск, с. 154-166.
- Кузнецова, Г.В. Опыт создания клоновой плантации кедровых сосен в Красноярской лесостепи / Кузнецова Г.В. // Хвойные бореальной зоны, 2007. Т.24, №2-3. С. 217-225.
- Кузнецова, Г.В. К вопросу о межвидовой несовместимости прививок кедров сибирского на сосну обыкновенную / Г.В. Кузнецова, Ю.В. Савва // Вестник Томского Государственного Университета. - 2004. - №10. - С.45-46.
- Кузнецова, Г.В. Семеношение и качество семян клонов кедров сибирского разного происхождения на плантации в красноярской лесостепи / Г.В. Кузнецова // Лесоведение. - 2003. - № 6. - С.42-48.
- Матвеева, Р.Н. Интенсивность роста 18-летнего привитого кедров сибирского (клон 91/55) в зависимости от вида подвоя / Р.Н. Матвеева, А.Г. Кичильдеев // Хвойные бореальной зоны. - 2006. - Т.23. - №2. - С.220-222.
- Правдин, Л.Ф. Самопрививки хвойных древесных пород / Л.Ф. Правдин, В.И. Некрасов // Ботанический журнал. - 1953. - Т.38. - №6. - С. 874-878.
- Рябчинская, В.В. Прививки кедров сибирского в Башкирии // Тр. ВНИИЛМА. Уфа, 1961. - Вып. V. - С. 205-218.
- Рябчинская, В.В., Рябчинский А.В. Итоги работ по прививкам кедров // Сб. Трудов по лесн. хоз.-ву. Башкирская лесн. опыт. станция, 1958. - Вып.3. - С. 183-205.
- Савва, Ю.В. Реакция прививок кедров сибирского на изменения климатических факторов / Ю.В. Савва, А.Ю. Яковлева, Е.А. Ваганов, Г.В. Кузнецова // Лесное хозяйство. -2004. - №5. - С.36-38.
- Северова, А.И. (1958) Прививки кедров сибирского на сосне. Институт леса АН СССР, 3-8.
- Северова, А.И. (1968) Семеношение прививок хвойных пород. Лесное хозяйство 2: 58-62.
- Северова, А.И. Вегетативное размножение хвойных древесных пород. -М., 1958. - 143 с.
- Северова, А.И. Семеношение прививок хвойных пород // Лесное хозяйство. - 1968. - №2. - С. 58-61.
- Северова, А.И. Семеношение прививок хвойных пород / А.И. Северова // Лесное хозяйство. - 1968. - №2. - С.58-62.
- Смирнов, Г.В. Опыт географических прививок кедровых сосен в условиях Ленинградской области // Лесные

- культуры. Научн. тр. ЛТА, 1970. - № 100. - С. 60-63.
- Твеленев, М.В. Выращивание кедра сибирского вне естественного ареала // Экспресс-информация Гослесхоза СССР. - М., 1972. - Вып. 12. - С. 16.
- Титов, Е.В. Географические прививки как селекционный прием разведения кедровых сосен // Генетика, селекция, семеноводство и интродукция лесных пород. - Воронеж, ЦНИИЛГиС, 1977. - Вып. 4. - С. 49-52.
- Титов, Е.В. Клоновое испытание кедровых сосен // Лесное хозяйство. - 1995. - № 6. - С. 25-26.
- Титов, Е.В. Платационное лесовыращивание кедровых сосен / Е.В. Титов. - Воронеж: ВГЛТА, 2004. - 165 с.
- Хохрин, А.В. Опыт прививок кедра на Урале // Лесное хозяйство. - 1957. - № 3. - С. 70.
- Храмова, Н.Ф. Интродукция кедра в лесостепную зону Новосибирской области // Вопросы повышения продуктивности лесов. Матер. конфер. по Сибири 1967 г. - Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд-во, 1968. - С. 311-320.
- Храмова, Н.Ф. Прививки как метод создания семенных участков кедра и кедровых садов в Новосибирской области // Возобновление и улучшение лесов, 1964. - Вып. 8. - С. 139-144.
- Царев, А.П. Генетика лесных древесных пород / А.П. Царев, С.П. Погиба, В.В. Тренин - М: МГУЛ, 2002. - 340 с.
- Ahlgren, C. E. (1972) Some effects of inter and intraspecific grafting on growth and flowering of some five-needle pines. *Silvae Genet.* 21: 122-12.
- Ahmed, W., Pervez M.A., Amjad M., Khalid M., Ayyub C. M., and Azher Nawaz M. (2006) Effect of stionic combination on the growth and yield of kinnow mandarin (*Citrus reticulata* blanco). *Pak. J. Bot.* 38(3): 603-612.
- Basnet, K. Ecological consequences of root grafting in Tabonuco (*Dacryodes excelsa*) trees in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico / Basnet K., Scatena F.N., Likens G.E., Lugo A.E. // *Biotropica*. - 1993. - № 1. - P. 28-35.
- Bormann, F.H. Structure, function and ecological significance of root grafts in *Pinus strobus* L. / F.H. Bormann // *Ecological Monographs*. - 1966. - № 1. - P. 1-26.
- Browning, G. and Watkins R. (1991) Preliminary evaluation of new quince (*Cydonia oblonga* Miller) hybrid rootstocks for pear. *J. Hortic. Sci.* 66: 35-42.
- Cantin, C.M., Pinochet J., Gogorcena Y. et al. (2010) [Growth, yield and fruit quality of 'Van' and 'Stark Hardy Giant' sweet cherry cultivars as influenced by grafting on different rootstocks](#) *Scientia Horticultural* 123(3): 329-335.
- Epstein, A.H. Root graft transmission of tree pathogens / A.H. Epstein // *Ann. Rev. Phytopathol.* - 1978. - № 16. - P. 181-92.
- Fraser, E.C., Lieffers V.J. at al. (2006) Carbohydrate transfer through root grafts to support shaded trees. *Tree Physiology* 26: 1019-1023.
- Giorgi, M., Capocasa F., Scalzo J. at al. (2005) The rootstock effects on plant adaptability, production, fruit quality, and nutrition in the peach (cv. "Suncrest"). *Scientia Horticulturae* 107: 36-42.
- Hibbert-Frey H., Frampton J., Blazich F.A. et al. (2010) [Grafting Fraser Fir \(*Abies fraseri*\): Effect of Grafting Date, Shade, and Irrigation](#). *Hortscience* 45(4): 617-620.
- Holzer, K. Versuchsergebniss bei heteroplastischen Zirbenpropfungen (*Pinus cembra* L.) // *Silvae Genetica*. 1970. - Bd. 19. - P. 164-170.
- Hosomi, A., Dan M., Kato A. (2002) [Screening of fig varieties for rootstocks resistant to soil sickness](#). *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science* 71(2): 171-176.
- Janick, J. (2009) *Horticultural reviews* V.35. The USA, 531 p.
- Jayawickrama, K.J.S., Jett J.B. and Mckeandz S.E. (1991) Rootstock effects in grafted conifers: A review. *New Forests* 5: 157-173.
- Keeley, Jon E. Population variation in root grafting and a hypothesis / Jon E. Keeley // *Oikos*. - 1988. - № 3. - P. 364-366.
- Loehle, C., Jones R. (1990) Adaptive Significance of Root Grafting in Trees. *Functional Ecology* 4(2): 268-271.
- Mitani, N, Matsumoto R, Yoshioka T, et al. (2008) [Citrus hybrid seedlings reduce initial time to flower when grafted onto shiikuwasha rootstock](#). *Scientia Horticulturae* 116(4): 452-455.
- Rojas, R.V., Garcia M.V.S. (1980) Three studies on the grafting of *Pinus patula* Schl. et Cham. *Ciencia Forestal* 5(23): 21-36 (in Spanish).
- Snieszko, R.A. (1986) Influence of *Pinus taeda* rootstock on growth and cone production of *P. kesiya* and *P. elliottii* clones, pp. 429-439. In : *Proc. IUFRO conference, a joint meeting of working parties on breeding theory, progeny testing and seed orchards*, Williamsburg, Virginia.
- Tarroux, E., DesRoches A., Krause C. (2010) Effect of natural root grafting on growth response of jack pine (*Pinus banksiana*) after commercial thinning. *Forest ecology and management* 260: 526-535.

Поступила в редакцию 19 мая 2010 г.
Принята к печати 13 октября 2010 г.