ЛЕСНОЕ ХОЗЯЙСТВО

Обзорная статья
УДК 630*32:581.522.4
DOI: 10.37482/0536-1036-2026-5-9-30

Формирование морозоустойчивости у хвойных растений на ювенильной фазе развития

Н.П. Чернобровкина*✉*, д-р биол. наук, доц.; ResearcherID: K-6120-2018,
ORCID: https://orcid.org/0000-0002-9716-003X
Е.А. Копосова, стажер-исследователь; ResearcherID: ODM-1685-2025,
ORCID: https://orcid.org/0009-0005-1804-9042
К.Г. Нелаева, аспирант; ResearcherID: GYJ-7223-2022,
ORCID: https://orcid.org/0000-0002-3283-4451
Е.В. Робонен, науч. сотр.; ResearcherID: AAD-1958-2019,
ORCID: https://orcid.org/0000-0001-7926-8672
Институт леса КарНЦ РАН, г. Петрозаводск, Россия; chernobrovkina50@bk.ru✉, elena-kpv@yandex.ru, nelaevakg@krc.karelia.ru, er51@bk.ru

Поступила в редакцию 26.05.25 / Одобрена после рецензирования 17.07.25 / Принята к печати 19.07.25

Аннотация. Для успешного лесовосстановления и повышения продуктивности хвойных лесов в условиях северных широт необходим качественный посадочный материал с высокой устойчивостью к низким температурам. Понимание процессов адаптации к низким температурам у сеянцев хвойных пород важно как для развития теоретических аспектов данного направления, так и для практических целей повышения морозоустойчивости выращиваемого в лесных питомниках посадочного материала. Исследование было направлено на выполнение обзора литературы, касающейся формирования морозоустойчивости у сеянцев хвойных пород, факторов, влияющих на их морозоустойчивость, и способов ее повышения. Представлены сведения о развитии морозоустойчивости у сеянцев хвойных по фазам развития. Ключевыми факторами, определяющими морозоустойчивость сеянцев хвойных, являются температура, качество и количество света, продолжительность фотопериода. Сеянцы могут оказаться более уязвимыми к повреждениям от заморозков из-за резких колебаний температуры. Свет в красном и дальнем красном спектрах влияет на морозоустойчивость хвойных пород. Каротиноиды, предположительно, являются в хвое элементами термогенеза, способствующими более активному переносу энергии квантов света в энергию тепла, что дает возможность хвойным завершить процессы закаливания и достичь физиологического состояния морозоустойчивости. Контролируя продолжительность фотопериода, сеянцы хвойных можно поддерживать в состоянии роста или побуждать к прекращению удлинения побегов, формированию терминальных почек и морозоустойчивости. Дефицит влаги, использование удобрений как положительно, так и отрицательно сказываются на морозоустойчивости сеянцев в зависимости от фазы развития и условий выращивания. Ткани сеянцев с дефицитом элементов питания характеризуются пониженной морозоустойчивостью по сравнению с тканями без дефицита, однако критически низкой кон-

© Чернобровкина Н.П., Копосова Е.А., Нелаева К.Г., Робонен Е.В., 2026
Статья опубликована в открытом доступе и распространяется на условиях лицензии CC BY 4.0

центрации элементов питания в литературе не представлено. К агротехническим приемам повышения морозоустойчивости сеянцев относятся использование удобрений, регуляторов роста, режимов выращивания, защитных материалов, подрезки корней, орошения морозом и др.

Ключевые слова: хвойные, сеянцы, рост сеянцев, морозоустойчивость, формирование морозоустойчивости, повреждение от замерзания, длительность фотопериода, холодовое закаливание, лесной питомник, лесовосстановление

Финансирование: Исследование выполнено за счет гранта РНФ № 23-26-00192, https://rscf.ru/project/23-26-00192/, а также за счет финансирования по теме госзадания Института леса КарНЦ РАН.

Для цитирования: Чернобровкина Н.П., Копосова Е.А., Нелаева К.Г., Робонен Е.В. Формирование морозоустойчивости у хвойных растений на ювенильной фазе развития // Изв. вузов. Лесн. журн. 2026. № 5. С. 9–30. https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-5-9-30

Review article

Frost Resistance Development in Conifers during the Juvenile Phase

Nadezhda P. Chernobrovkina✉, *Doctor of Biology, Assoc. Prof.;* ResearcherID: K-6120-2018, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-9716-003X
Elena A. Koposova, *Research Intern;* ResearcherID: ODM-1685-2025, ORCID: https://orcid.org/0009-0005-1804-9042
Karina G. Nelaeva, *Postgraduate Student;* ResearcherID: GYJ-7223-2022, ORCID: https://orcid.org/0000-0002-3283-4451
Elena V. Robonen, *Research Scientist;* ResearcherID: AAD-1958-2019, ORCID: https://orcid.org/0000-0001-7926-8672
Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia; chernobrovkina50@bk.ru✉, elena-kpv@yandex.ru, nelaevakg@krc.karelia.ru, er51@bk.ru

Received on May 26, 2025 / Approved after reviewing on July 17, 2025 / Accepted on July 19, 2025

Abstract. Successful reforestation and increased productivity of coniferous forests in northern latitudes require high-quality planting material with high resistance to low temperatures. Understanding the processes of adaptation to low temperatures in conifer seedlings is necessary both for the development of theoretical aspects of this area and for practical purposes aimed at increasing the frost resistance of planting material grown in forest nurseries. The study aimed at providing a literature review on the frost resistance development in conifer seedlings, factors affecting their frost resistance and methods for its improvement. The paper presents data on the frost resistance development in conifer seedlings by growth stages. Temperature, light quality and quantity, and the photoperiod duration are the key factors that determine the frost resistance development in conifer seedlings. Seedlings may be more vulnerable to frost damage due to sudden temperature fluctuations. Light in the red and far red spectra affects the frost resistance of conifers. Carotenoids are believed to act as thermogenic factors in pine needles, promoting a more active conversion of light energy into heat energy, which enables conifers to complete the hardening process and achieve a physiological level of frost resistance. Conifer seedlings can be kept in a growth state or induced to cease shoot

This is an open access article distributed under the CC BY 4.0 license

elongation, form terminal buds, and develop frost resistance by controlling the photoperiod duration. Moisture deficiency and the use of fertilizers both positively and negatively affect the frost resistance of seedlings, depending on the development stage and growing conditions. Seedling tissues with a deficiency of nutrients are characterized by reduced frost resistance compared to tissues without deficiency; however, no critically low nutrient concentrations have been reported in the literature. Agricultural practices used to increase the frost resistance of seedlings include the use of fertilizers, growth regulators, cultivation regimes, protective materials, root pruning, anti-frost irrigation, and others.

Keywords: conifers, seedlings, seedling growth, frost resistance, frost resistance development, freezing damage, photoperiod duration, cold hardening, forest nursery, reforestation
Funding: The study was supported by the grant No. 23-26-00192 from the Russian Science Foundation (https://rscf.ru/project/23-26-00192/), as well as by funding under the state assignment of the Forest Research Institute of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences.

For citation: Chernobrovkina N.P., Koposova E.A., Nelaeva K.G., Robonen E.V. Frost Resistance Development in Conifers during the Juvenile Phase. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2026, no. 5, pp. 9–30. (In Russ.). https://doi.org/10.37482/0536-1036-2026-5-9-30

Под морозоустойчивостью подразумевается способность растений выдерживать температуры ниже 0 °С как в период кратковременных заморозков, так и при длительных морозах. Это одна из форм зимостойкости, которая обусловлена протекающими в клетках физико-химическими процессами, затрудняющими замерзание внутриклеточной воды, повышающими устойчивость клеток к обезвоживанию. Адаптация к холоду у хвойных растений представляет собой процесс, объединяющий сложную сеть сигнальных путей, включающих стробирование реакции на холод циркадными часами, реакцию на качество света и длительность фотопериода, а также участие фитогормонов в акклиматизации к низким температурам [30]. Морозоустойчивость изменяется в течение года. При переходе растений в состояние покоя происходит повышение морозоустойчивости, а выход из него весной и активный рост резко ее снижают. Поэтому весенние заморозки наносят больший ущерб, чем зимние морозы. Чувствительнее всего к морозу репродуктивные органы растений, высокой морозоустойчивостью у хвойных растений обладают зимующие почки и хвоя [67].

Наблюдения за лесами в странах с высокими широтами, где преимущественно произрастают сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) и ель европейская (*Picea abies* L. Karst.), указывают на необходимость восстановления нарушенных лесов. Наряду с естественным возобновлением самосевом все в больших масштабах используется посадочный материал, как с открытой, так и с закрытой корневой системой, выращиваемый в тепличных комплексах лесных питомников. Сеянцы высаживают весной, когда почва еще не успела прогреться. Успешность их приживания и роста на лесокультурной площади зависит от температуры почвы и воздуха, поскольку она влияет на накопление углерода, усвоение воды и питательных веществ [41]. Совершенствуется технология производства посадочного материала с закрытой корневой системой основных лесообразующих пород с использованием 2-ротационного режима выращивания. В лесных питомниках высоких широт с коротким вегетацион-

ным периодом затруднено внедрение такого режима из-за риска неподготовленности сеянцев 2-й ротации к условиям осенне-зимнего периода, к пересадке на лесокультурную площадь [36, 81].

Выращивание в питомниках нескольких миллиардов сеянцев хвойных растений происходит в основном в 3 климатических зонах: северо-континентальной, умеренно прохладной и теплой умеренно субтропической-тропической. В регионах с северным континентальным климатом, в таких как Скандинавия, Центральная и Восточная Европа, северные регионы России, Канада, бóльшая часть севера США и север Китая, зимние температуры могут достигать –40 °С и ниже, а в вегетационный период наблюдаются периодические заморозки. К наиболее распространенным видам хвойных пород, которые выращивают на территориях с северо-континентальным климатом, относятся ель белая (*Picea glauca* (Moench) Voss.), ель черная (*P. mariana* (Mill.) B.S.P.), ель европейская, сосна лоджовая (*Pinus contorta* Douglas ex Loudon), сосна белая восточная (*P. strobus* L.), сосна обыкновенная и лиственница европейская (*Larix decidua* Mill.) [36].

Во многих частях мира успех выращивания сеянцев хвойных пород в питомниках зависит от того, насколько хорошо они выживают при низких температурах зимой. Риск повреждения от замерзания сеянцев хвойных пород, выращиваемых в питомниках, варьирует от высокого в северо-континентальном климате до нулевого в тропических регионах [33, 35]. В некоторых северных лесных регионах с умеренным климатом сеянцы выращивают в открытом грунте и они могут подвергаться потенциально опасным отрицательным температурам в любое время года. Поскольку морозоустойчивость сеянцев хвойных пород в условиях высоких широт определяет их способность противостоять замораживанию и, следовательно, выживание и дальнейший рост, то этот показатель качества относят к особенно значимым [35].

Цель исследования – обзор литературы, касающейся формирования морозоустойчивости у сеянцев хвойных пород, факторов, влияющих на этот показатель и способов его повышения.

Значимость морозоустойчивости для сеянцев хвойных.

Сформировавшаяся в процессе эволюции взаимосвязь между ростом сеянцев хвойных и окружающей средой в холодном климате снижает риск их повреждения от замерзания. Ответы на сигналы окружающей среды для прекращения роста отличаются у сеянцев разных пород [16]. Сеянцы одних видов начинают расти весной, реагируя на более низкие суммы положительных температур, и с превосходящей вероятностью могут повреждаться весенними заморозками, в то время как осенью сеянцы других видов продолжают расти при более коротком световом дне с задержкой холодового закаливания и увеличением риска повреждения поздними заморозками. Повреждение лесокультурных плантаций во время летних морозов иногда было значительным в условиях Канады и Скандинавии [90]. Ущерб весенние заморозки могут также наносить в прибрежных районах с умеренным климатом, например, в Ирландии и Великобритании [29]. Хотя такие события часто остаются незамеченными в природе, урон от замерзания сеянцев в питомниках привлекает к себе значительное внимание из-за финансовых расходов на устранение последствий.

Для производства сеянцев хвойных пород в лесных питомниках используют 2 способа – в полевых условиях с открытой корневой системой и в теплицах

в контейнерах (с закрытой корневой системой). Сеянцы разных способов выращивания в одинаковых климатических условиях могут различаться по срокам прекращения роста и холодового закаливания, а также по степени воздействия факторов, влияющих на холодоустойчивость. Весомость морозоустойчивости отмечается для контейнерных сеянцев, особенно при 2-ротационном режиме выращивания в условиях северных широт. Посев семян 2-й ротации проводят только во 2–3-й декадах июня. Целевые высоты сеянцев хвойных 2-й ротации, выращиваемых в условиях высоких широт, не были достигнуты в сентябре [36, 81]. Сеянцы 2-й ротации часто удаляли из теплиц и помещали на улицу, когда они еще активно росли и часто повреждались заморозками от –5 до –7 °С. В связи с этим предлагается сеянцы поздних посевов по мере достижения ими заданных высот подготавливать к зиме путем снижения температуры в теплице в течение 1–2 недель, после чего перемещать на открытые площадки [35].

На успешную перезимовку контейнерных сеянцев в климате с отрицательными температурами в значительной степени влияют 2 фактора: стрессоустойчивость сеянцев и условия окружающей среды. Показатели сеянцев, определяющие выживаемость в период перезимовки, включают морозоустойчивость различных тканей и устойчивость к дефициту влаги [24, 77]. К наиболее значимым факторам окружающей среды, влияющим на успех перезимовки контейнерных сеянцев, относятся: 1) скорость снижения температуры и ее минимальные значения [103]; 2) наличие контакта между поддонами контейнеров и поверхностью относительно теплой земли; 3) глубина снежного покрова [64].

Один из наиболее уязвимых периодов для контейнерных сеянцев, выращиваемых в теплицах, это процесс их переноса на улицу. Относительно умеренные температуры замерзания могут быть чрезвычайно опасными, если скорость замораживания тканей побегов высока и приводит к образованию внутриклеточных кристаллов льда [1]. Быстрое падение температуры клеток приводит к внутриклеточному замораживанию, когда скорость миграции воды и снижение точки замерзания клеточного сока не могут обеспечить достаточную концентрацию веществ в цитоплазме. Внутриклеточного замораживания обычно не происходит, поскольку точка замерзания клеточного сока понижается по мере того, как вода мигрирует из клетки к участкам кристаллизации внеклеточного льда [1, 22]. Повреждение клеток тканей сеянцев может быть случайным, если сеянцы вынести из теплицы при температуре воздуха на улице ниже 0 °С. Чем больше разница между температурой в теплице и температурой воздуха на открытой площадке, тем выше риск повреждения от внутриклеточного замораживания. Ветреная погода на улице может увеличить скорость замерзания тканей и опасность повреждения от внутриклеточного замораживания. Поэтому необходима защита от ветра во время переноса сеянцев из теплицы на улицу, чтобы ткани охлаждались медленнее. Более крупные сеянцы лучше переносят быстрое замораживание за счет увеличенной тепловой массы и большей экранирующей массы хвои [64].

В открытом грунте контейнерные сеянцы иногда подвергаются воздействию сильных морозов, которые могут повреждать корни до образования постоянного снежного покрова, защищающего их от экстремально низких температур поздней осенью [64, 93]. При подготовке к зиме контейнерных сеянцев сосны обыкновенной повышенные температуры почвы способствовали росту корней, задерживая одревеснение, что обусловливало снижение их морозоу-

стойчивости осенью [63]. Повреждения корней морозом могут быть незаметны на уровне побегов до распускания почек [67]. В зависимости от доли поврежденных корней рост побегов может замедлиться или они могут засохнуть после раскрытия почек [26, 64, 84].

Формирование морозоустойчивости сеянцев.

Морозоустойчивость сеянцев хвойных растений колеблется от летнего минимума, когда побеги удлиняются, до зимнего максимума с замедлением или прекращением роста побегов [22]. Чтобы избежать замерзания или повреждения зимой, закаливание сеянцев необходимо синхронизировать с сезонным климатическим циклом. В стадии развития почек сеянцев формировались зародышевые хвоинки, при этом становилось менее интенсивным или останавливалось удлинение побегов. По завершении развития терминальной почки зачатки хвои больше не появлялись. В стадии развития почек морозоустойчивость была низкой или средней (повреждения от –5 °С). Независимо от температуры во время закаливания морозоустойчивость сеянцев ели черной была относительно низкая, когда начинала формироваться хвоя в терминальных почках [34]. После завершения развития терминальных почек морозоустойчивость повышалась до среднего и высокого уровней (отсутствие повреждений от –15 до –40 °С) [33]. Развитие морозоустойчивости после зарождения почек у хвойных значительно варьирует в зависимости от вида, происхождения и климатических факторов, особенно температуры [11].

В весенний период распускающиеся почки и молодые побеги наиболее уязвимы к воздействию заморозков, однако распускание почек и рост побегов обычно начинаются после того, как риск повреждения морозом у большинства видов становится низким. Клетки тканей на ранних стадиях роста почек и удлинения побегов имеют высокое содержание воды и низкую концентрацию растворенных веществ, что обусловливает их уязвимость перед заморозками [30]. Так, новообразованные побеги у сеянцев ели ситхинской (*Picea sitchensis* (Bong.) Carrière) оказались менее морозоустойчивыми, чем побеги в период дальнейшего роста [28]. Сеянцы сосны красной (*Pinus resinosa* Aiton), ели черной и лиственницы восточной (*Larix laricina* (Du Roi) K. Koch) были более морозоустойчивы во время распускания почек, чем при росте побегов [48]. Осенью рост побегов прекращается в основном в ответ на уменьшение фотопериода в конце лета, в результате морозоустойчивость обычно повышается до наступления отрицательных температур [56, 72].

Факторы, влияющие на морозоустойчивость сеянцев хвойных пород.

Температура. Ключевыми для выживания хвойных растений в умеренном климате и в условиях северных широт являются сроки роста, его завершения, периода покоя, адаптации к холоду и последующей дезадаптации [59]. Акклиматизация хвойных к холоду представляет собой процесс, который объединяет сложную сеть сигнальных путей: они включают регулирование реакций на холод циркадными ритмами, взаимодействие качества освещения и фотопериода, а также участие фитогормонов в привыкании к низким температурам [30]. Под воздействием низких температур изменяются содержание различных метаболитов (сахаров, защитных белков и др.), клеточные мембраны, уровни гормонов и экспрессия генов [37].

В 1-й год после посева всходы хвойных особенно уязвимы к заморозкам и их устойчивость определяется как генетическим потенциалом, так и фактора-

ми окружающей среды. Температура влияет на рост и надземной части сеянцев, и корней [73]. Низкая температура и другие факторы могут вызвать прекращение роста побегов [44, 72]. Несмотря на то, что корни и побеги являются частично автономными органами, они взаимосвязаны в зависимости от годовой фазы развития растения [80]. Ключевыми факторами, обусловливающими морозоустойчивость надземных частей сеянцев, являются температура, качество и количество света, а также длительность фотопериода [55, 60, 94, 101]. На рост корней влияют внешние факторы, такие как температура и влажность почвы, доступность питательных веществ и внутренние факторы – накопление и распределение различных метаболитов [79, 80].

При понижении температур в осенний и зимний периоды сеянцы могут оказаться более уязвимыми к повреждениям от заморозков из-за резких колебаний температуры [59]. Поскольку корни контейнерных сеянцев не защищены термической массой почвы, они могут быть легко повреждены экстремальными температурами [66]. Постепенное охлаждение почвы осенью замедляет или прекращает рост корней перед наступлением периода с низкими температурами. Весенняя морозоустойчивость может различаться в зависимости от условий закаливания в предыдущую осень [52, 89]. Закаливание должно начинаться задолго до наступления первых заморозков [22]. Правильные сроки закаливания осенью и снятия закалки весной сводили к минимуму повреждения сеянцев от заморозков [46].

Сеянцы принято высаживать весной, когда почва еще холодная и не успела прогреться. Успешность приживаемости сеянцев на лесокультурной площади зависит и от температуры почвы, и от температуры воздуха, поскольку оба фактора влияют на накопление углерода, усвоение воды и питательных веществ из почвы [41]. Более высокая температура почвы обычно ведет к увеличению распределения фотосинтетических веществ и биомассы под землей. Холодные, промерзшие почвы в начале вегетационного периода характерны для осушенных торфяников, поскольку дренаж снижает температуру почвы [42].

Величина снежного покрова и уровень отрицательных температур в зимний период являются основными факторами, влияющими на выживаемость сеянцев и саженцев хвойных. Когда температура воздуха выше точки замерзания, а почва промерзшая, возможно иссушение растений морозом. Низкие температуры почвы весной, сохраняющиеся в течение длительного периода, могут снизить рост сеянцев. Запасы углеводов в сеянцах после зимы невелики, и если холодная почва слишком долго препятствует фотосинтезу весной, то сеянцы не могут получать углеводы, необходимые для нового роста [43, 98].

Свет, фотопериод. Свет в красном (600–730 нм) и в дальнем красном спектрах (700–900 нм) может влиять на морозоустойчивость хвойных растений, изменяя соотношение активных и неактивных форм фитохромного белка [18]. Красный свет вызывает преобразование фитохрома в активное состояние, что способствует удлинению побегов и предотвращает образование почек. Дальний красный свет превращает фитохром в неактивную форму и противодействует эффектам красного света. Лампы, обычно используемые в лесных питомниках, обладают насыщенным спектром как красного, так и дальнего красного излучения [18, 97].

Воздействие низкой температуры наряду с ингибированием роста значительно снижает энергетическую и метаболическую способность зимующих растений поглощать энергию и, следовательно, подавляет фотосинтетическую

активность [46, 57, 76]. Низкая температура влияет на перенос электронов фотосинтеза, снижает текучесть тилакоидной мембраны и ухудшает фотохимию [102]. Во время уменьшения уровня фотосинтеза у хвои падает интенсивность поглощения света за счет умеренного разрушения хлорофиллов в хвое и интегральных белков тилакоидной мембраны PSII, а также повышения уровня фотозащитных каротиноидов [75].

Сведения о пигментном составе растений необходимы для понимания фотосинтетической активности (ФСА) и являются информативными показателями морозоустойчивости хвойных растений [5, 8, 75, 102]. В осенний период, когда идет процесс закаливания, содержание хлорофилловых пигментов в хвое сосны обыкновенной уменьшается [9, 10]. После того, как устанавливаются устойчивые отрицательные температуры воздуха, уровень зеленых пигментов в хвое практически не изменяется. В период закаливания сеянцев сосны обыкновенной при низких положительных температурах наблюдались сопоставимые с периодом активной вегетации концентрации виолаксантина и β-каротина, а также непрерывно росло содержание лютеина. Предполагается, что при сочетании пониженных температур и достаточного количества света виолаксантин и β-каротин кроме антенной выполняют и динамичные по времени фотопротекторные защитные функции ФСА. Повышение количества лютеина в холодное время года связано с его усиленным синтезом из α-каротина [75]. В условиях Севера в зимний период уровень лютеина в хвое возрастает примерно на 80 % по сравнению с летним [9]. В умеренном климате этот показатель равен 20–40 %. Сдвиги на уровне пигментных комплексов в процессе закаливания растений наряду с изменением количественных и качественных показателей пигментов включают и структурную перестройку светособирающего комплекса ФСА [75]. Данный процесс влечет за собой уменьшение содержания хлорофиллов и увеличение – ксантофиллов. Общее содержание каротиноидов с гидрокси- и эпокси-группами в процессе закаливания непрерывно растет с 67,2 до 88,9 %, к середине сентября соотношение хлорофиллы/ксантофиллы падает с 11,8 до 8,0, а уже к началу 2-й декады октября – до 4,8 [9]. Это связано как с ростом содержания лютеина, так и со снижением уровня хлорофиллов. Каротиноиды, как и белки холодового шока, являются в хвое сосны обыкновенной элементами термогенеза, способствующими более активному переносу энергии квантов света в энергию тепла, продлевая сроки работы мерцающего фотосинтеза, что дает возможность растению завершить процессы закаливания и достичь физиологического состояния морозоустойчивости [7, 75]. В процессе адаптации к холоду виолаксантиновый цикл превращается из кратковременного и динамичного механизма защиты в долговременный, который будет действовать до прекращения фотосинтеза [9, 76].

Значительный рост количества каротиноидов в хвое сосны обыкновенной в октябре–ноябре говорит о повышении их защитной роли перед перезимовкой [9]. Каротиноиды в антенном комплексе выполняют функцию защиты, связанную с погашением возбужденных триплетных состояний хлорофилла и активных форм кислорода, также они защищают липидный бислой мембран. Снижение уровня их концентрации при стрессовых условиях среды объясняется усиленным расходом на поддержание фотохимической роли хлорофилла [15, 86]. Перед перезимовкой, в конце осени под воздействием низких температур

в хвое сосны обыкновенной повышается содержание аскорбиновой кислоты, что свидетельствует о развитии защитных механизмов для предотвращения окислительного стресса [10].

В то время как зарождение терминальных почек и последующее развитие морозоустойчивости в значительной степени неконтролируемы у сеянцев, выращиваемых в открытом грунте, из-за зависимости от погоды, прекращение роста контейнерных сеянцев в теплицах можно вызвать с помощью коротких фотопериодов [43]. Контролируя продолжительность фотопериода, сеянцы хвойных можно поддерживать в росте или побуждать к остановке удлинения побегов и формированию терминальных почек.

При наступлении длинных ночей соотношение неактивных и активных форм фитохрома в хвое сеянцев изменяется в пользу неактивной формы, что ведет к прекращению роста побегов и зарождению почек, а это обусловливает бóльшую морозоустойчивость [103, 104]. В то время как превращение фитохрома в неактивную форму является относительно медленным процессом (порядка нескольких часов), превращение в активную форму происходит быстро (в течение нескольких секунд) и запускается воздействием света, который богат красными длинами волн [61].

Было высказано предположение, что низкая интенсивность света, возникающая при тесном расположении сеянцев в лесных питомниках, может приводить к снижению их морозоустойчивости [95]. Позднее было показано, что малая интенсивность света независимо от продолжительности светового дня (8, 16 ч) становилась причиной значительного падения морозоустойчивости у сеянцев пихты Дугласа (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) [99]. Интенсивность света и продолжительность светового дня оказывали ощутимое влияние на формирование морозоустойчивости сеянцев лиственницы японской (*Larix leptolepis* (Siebold & Zucc.) Gordon) [53]. Отсутствие морозоустойчивости при самом низком уровне освещенности сопровождалось отсутствием заложения почек примерно у 1/4 сеянцев лиственницы. При более высоких уровнях освещения у всех сеянцев начинали формироваться почки. Положительное влияние достаточного уровня освещения на закаливание сеянцев авторы связывают с накоплением в растении соединений, значимых для понижения точки замерзания содержимого клеток. Продолжительность фотопериода также имеет большое значение в закаливании сеянцев, поскольку она воздействует на процессы фотосинтеза и накопление растворимых соединений. Так, морозоустойчивость сеянцев пихты Дугласа в осенний период была наибольшей при самой продолжительной длине светового дня (6, 8 или 10 ч) [69]. Это дало авторам основание еще раз заключить, что закалка – это активный физиологический процесс, требующий энергии и ассимилятов для синтеза растворимых соединений в клетках тканей растений.

Водный режим. Снижение морозоустойчивости сеянцев хвойных при водном дефиците предположительно объясняется его косвенным воздействием на метаболические процессы, связанные с обеспечением растений элементами минерального питания, что, в свою очередь, влияет на прекращение роста и процесс закаливания [36]. Значительный дефицит влаги может препятствовать закаливанию на холоде за счет снижения интенсивности фотосинтеза, что способствует понижению уровня сахаров, необходимых для закаливания [103].

Дефицит влаги может как положительно, так и отрицательно отразиться на морозоустойчивости контейнерных сеянцев хвойных. Что касается положительных эффектов, то создание дефицита влаги путем ограничения полива или механической обработки корней (подрезка и боковая обрезка корней) используется при выращивании сеянцев с закрытой корневой системой для замедления роста в высоту и начала формирования почек [82]. У 1-летних контейнерных сеянцев пихты Дугласа при обильном поливе во время удлинения побегов наблюдалась повышенная морозоустойчивость в течение 3 месяцев после прекращения роста [95]. Сеянцы пихты Дугласа, у которых был период дефицита влаги до зарождения почек, в 1-й год выращивания имели бóльшую морозоустойчивость, чем сеянцы, у которых дефицит влаги не наблюдался [40]. Отмечалось также, что водный дефицит увеличивал морозоустойчивость активно растущих 1-летних контейнерных сеянцев ели черной после зарождения почек [36, 38].

Стадия роста, на которой сеянцы подвергаются воздействию засухи, может определять морозоустойчивость. Дефицит влаги во время вегетационного периода или на ранних стадиях закаливания в некоторых случаях препятствует дальнейшему развитию морозоустойчивости [12]. У 3-летней пихты Дугласа небольшой водный стресс во время активного удлинения побегов вызывал преждевременное прекращение роста и, как следствие, более раннее одревеснение тканей побегов, в то время как значительный водный стресс снижал морозоустойчивость. Стресс, вызванный дефицитом влаги во время формирования почек у пихты Дугласа, способствовал раннему закаливанию сеянцев [99].

Минеральное питание. Применяемые в лесных питомниках удобрения стимулируют рост растений, повышают запасы питательных веществ и устойчивость к биотическим и абиотическим факторам. Удобрения обычно вносятся весной и летом в период активной вегетации. Осенью, когда сеянцы проходят закаливание для зимнего покоя, удобрения также используются для дальнейшего улучшения качества сеянцев хвойных пород, способствуя целенаправленному расходованию питательных веществ, сохранению их запасов [68, 99]. При этом внесение удобрений может привести следующей весной при раннем оттаивании почвы к преждевременному началу роста сеянцев, что сделает их уязвимыми перед возможными заморозками.

Удобрения, изменяющие уровень питательных веществ в сеянцах хвойных, способны оказывать прямое воздействие на физиологические процессы, значимые для развития морозоустойчивости. Широко используемый метод стимулирования формирования терминальных почек и морозоустойчивости у контейнерных сеянцев представляет собой сочетание умеренного водного стресса, коротких фотопериодов и подкормок с низким содержанием азота, а также зачастую сопровождается внесением удобрений с повышенным содержанием фосфора и калия [51, 100]. Однако влияние NPK-удобрений на морозоустойчивость хвойных растений изучено не полностью. В исследованиях взаимосвязи внесения NPK-удобрений и морозоустойчивости хвойных результаты варьируют от отсутствия эффектов [54, 78] до повышенной морозоустойчивости или до ее снижения [25, 39].

Несмотря на ожидаемые преимущества, применение удобрений с высоким содержанием азота может замедлять формирование морозоустойчивости

и наступление периода покоя. Азотные удобрения косвенно влияют на морозоустойчивость, изменяя время распускания терминальных почек весной [85, 96]. Избыток азота снижал морозоустойчивость молодых и взрослых деревьев сосны обыкновенной, ели европейской и сеянцев ели черной [25, 88]. Напротив, внесение азотных удобрений или NPK повышало морозоустойчивость сеянцев ели красной (*Picea rubens* Sarg.) [39] и ели белой [27]. На морозоустойчивость сеянцев пихты Дугласа и западного красного кедра (*Thuja plicata* Donn ex D. Donn) не оказали действия 3 разных дозы внесения азота и фосфора [54]. Использование азота осенью улучшало морозоустойчивость пихты Дугласа, тогда как фосфор без азота понижал ее, а 2-летние сеянцы сосны Пондероса (*Pinus ponderosa* C. Lawson) показали повышенную морозоустойчивость при увеличении концентрации азота [49]. Отмечается также, что осеннее внесение удобрений может значительно повышать уровень азота в хвое сеянцев пихты Дугласа, усиливать потенциал роста корней, способствовать более раннему распусканию почек весной, улучшать выживаемость и рост по сравнению с сеянцами, под которые осенью удобрения не вносили [99]. Эти результаты предполагают, что реакция морозоустойчивости на осеннее внесение удобрений зависит от вида и в некоторых случаях – от скорости накопления питательных веществ, их баланса или времени проведения оценки морозоустойчивости [54].

Исследования использования фосфорных [39] или калийных удобрений [37] не показали взаимосвязи с морозоустойчивостью хвойных пород. Внесение в лесных питомниках в осенний период удобрения с азотом, калием или с тем и другим приводило к меньшей повреждаемости ели ситхинской морозами зимой, особенно при внесении калийных удобрений [23]. Такой же эффект применение азотных и особенно калийных удобрений в осенний период имело для сеянцев лиственницы японской (*Larix kaempferi* (Lamb.) Carrière). Калийное удобрение при выращивании сеянцев ели ситхинской способствовало снижению повреждений морозом, а добавление азота, напротив, приводило к большему повреждению [13]. Повреждение осенними заморозками сеянцев сосны лучистой (*Pinus radiata* D. Don) из разных питомников положительно коррелировало с содержанием кальция в хвое, а зимними – с содержанием калия [71]. Однако отмечалось также и отсутствие взаимосвязи между морозоустойчивостью и количеством калия или кальция в хвое сеянцев сосны обыкновенной и ели европейской [32].

Наблюдали взаимосвязь между повреждением морозом и степенью пожелтения хвои, вызванного дефицитом магния у сеянцев сосны горной (*Pinus mugo* Turra) и ели ситхинской [19]. Есть сведения о повышении бором морозоустойчивости хвойных [21, 92].

Большое количество противоречивых результатов исследований питания хвойных при закалке на холоде обусловлено видовыми различиями, различиями в концентрациях питательных веществ в тканях, фазой роста на момент внесения элементов минерального питания или временем года, когда оценивалась морозоустойчивость [54]. Общепризнано, что ткани сеянцев и саженцев хвойных с дефицитом элементов питания не могут развивать такую высокую морозоустойчивость, как ткани без дефицита, однако критически низкой концентрации элементов питания не представлено [25, 31].

Мероприятия, направленные на повышение морозоустойчивости сеянцев хвойных пород.

Одним из факторов, влияющих на всхожесть и рост сеянцев, является срок посева. Для ранних весенних посевов есть риск повреждения всходов поздними весенними заморозками. Оптимальный срок весенних посевов для сеянцев, выращиваемых в открытом грунте в северных широтах, – 1-я декада мая при условии оттаивания почвы на глубину от 20 до 25 см. Ранние всходы, которые к началу периода повышения температур воздуха успевают окрепнуть, набрать рост в 1-й год выращивания, более устойчивы к перезимовке. Сеянцам поздних летних посевов не хватает времени для завершения роста и подготовки к зиме, поэтому они часто вымерзают. Осенние же посевы не могут давать всходов осенью, а ранней весной появляются изреженные всходы, которые повреждаются заморозками [2].

Для стимуляции роста и повышения устойчивости к факторам среды сеянцев хвойных можно использовать регуляторы роста в совокупности с существующими агротехническими приемами возделывания растений. К природным регуляторам роста растений относятся такие фитогормоны, как ауксин, гиббереллин, цитокинин, абсцизовая кислота, этилен, брассинолид и др. Большинство из них, например ауксины, способствуют улучшению роста и развития корней растения, равномерному распределению элементов минерального питания по растению. Цитокинины ускоряют деление клеток растения, благодаря чему быстрее прорастают семена, формируются почки. Синтетические регуляторы получают химическим или микробиологическим путем. Они являются прототипами эндогенных фитогормонов, т. е. способны оказывать влияние на синтез и функционирование гормонов самих растений [4]. Самые известные синтетические регуляторы роста, испытанные на сеянцах хвойных, – Эпин, Эпин-Экстра, Циркон, Лигногумат, Корневин, Агринос, Ростмомент [3, 6]. Сведения об эффективности применения регуляторов роста при выращивании сеянцев хвойных пород касаются преимущественно их влияния на всхожесть семян и интенсивность роста растений. В то время как сведения по влиянию этих препаратов на морозоустойчивость сеянцев единичны. Сообщалось, что применение абсцизовой кислоты, естественного регулятора роста растений, повышало устойчивость растений к холоду [58]. Использование синтетических соединений с действием, подобным действию абсцизовой кислоты, в качестве химической обработки сеянцев ели канадской (*Picea glauca* (Moench) Voss) и ели Энгельмана (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.) способствовало увеличению уровня их морозоустойчивости [50]. Паклобутразол – это синтетическое соединение со свойствами замедления роста, применяемое в садоводстве для контроля роста растений. По той же причине он представляет потенциальный интерес для питомников, где выращивают сеянцы хвойных растений. Сообщалось, что использование паклобутразола для сеянцев хвойных пород снижает рост побегов [20, 87, 99]. При обработке паклобутразолом 1-летних сеянцев ели черной непосредственно перед зарождением почек короткого дня повышалась морозоустойчивость через 4 месяца после его применения, однако рост после посадки у обработанных сеянцев замедлялся [33].

Корневая система контейнерных сеянцев хвойных менее морозоустойчива, чем надземная часть, и, поскольку она находится в небольших объемах торфяного субстрата (с небольшой тепловой массой) и над поверхностью по-

чвы, она подвержена более низким температурам среды, чем корни сеянцев открытого грунта. Поэтому защита корневых систем контейнерных сеянцев от замерзания значима во избежание повреждений, особенно в северном континентальном климате. Существуют агротехнические приемы, снижающие риск повреждения корневой системы сеянцев заморозками. Тепло в контейнерах с сеянцами с закрытой корневой системой сохраняется лучше, если их размещать непосредственно на поверхности с высокой теплопроводностью, например, на почве с более мелкой текстурой по сравнению с мощеными или гравийными почвами [36, 64]. Контейнеры с сеянцами защищают от заморозков, оборачивая в полиэтилен перед помещением на землю, покрытую сеном или опилками [51]. Данный метод можно сочетать с естественным снежным покровом, в т. ч. и для защиты от ветров [65, 91].

Обработка подрезкой корней используется для стимулирования развития компактной корневой системы сеянцев хвойных, для хранения в холодильнике и посадки на лесокультурную площадь. Обработка обычно проводится летом, при этом растения могут испытывать дефицит влаги, возможно нарушение баланса элементов минерального питания в растении из-за потери впитывающих корней [17]. Эти факторы способны обусловить более раннее формирование почек и, следовательно, более раннее развитие морозоустойчивости. Отмечается как положительное влияние подрезки корней на морозоустойчивость сеянцев хвойных [70, 74, 83], так и отсутствие эффекта или слабо выраженный эффект этого приема [45, 74]. Противоречивые результаты обусловлены видовой принадлежностью растения, климатическими условиями выращивания сеянцев, сроками подрезки. Развитие морозоустойчивости – сложный физиологический процесс, который происходит в течение большей части годового цикла роста и покоя. Ранняя подрезка корней и обработка их выкручиванием могут стимулировать преждевременное прекращение роста, что позволяет сеянцам быстрее достичь морозоустойчивости. Обработка, проводимая в конце лета или в начале осени во время зарождения терминальных почек, может задерживать закаливание, возможно, из-за нарушения фотосинтеза, необходимого для поддержания метаболизма на ранних стадиях закаливания [62].

Для защиты надземной части можно использовать различный укрывной материал, в т. ч. и затеняющую ткань, чтобы сократить продолжительность светового дня для более ранней приостановки роста побегов и зачатия почек в течение длинных летних дней [61]. Это мероприятие способствует своевременному формированию морозоустойчивости сеянцев при подготовке к осенне-зимнему периоду.

Для защиты надземной части сеянцев хвойных от относительно умеренных отрицательных температур используется так называемый метод орошения морозом. Суть данного метода заключается в том, что скрытое тепло, выделяющееся при замерзании воды, удерживает ткани растений около точки замерзания [47]. Орошение морозом можно применять для только что проросших контейнерных сеянцев. Сеянцы пихты Дугласа с закрытой корневой системой в октябре были подготовлены к воздействию низких температур до –11,7 °С с помощью орошения. Орошение морозом сеянцев в открытом грунте чаще всего используется для защиты 1-летних растений, хотя его также можно практиковать и для 2-летних сеянцев, у которых есть неморозоустойчивые новые побеги [14].

Заключение

Для успешного лесовосстановления и повышения продуктивности хвойных лесов в условиях северных широт необходим качественный посадочный материал, характеризующийся не только соответствующими ГОСТ морфометрическими показателями, но и высокоустойчивый к неблагоприятным условиям среды, особенно к низким температурам. Понимание процессов формирования стрессоустойчивости, закаливания, адаптации к низким температурам у сеянцев хвойных внесет вклад в развитие теоретических аспектов данного направления и послужит для практических целей повышения морозоустойчивости выращиваемого в лесных питомниках посадочного материала.

Значимость морозоустойчивости отмечается для контейнерных сеянцев, особенно при 2-ротационном режиме выращивания в условиях северных широт, для которых свойствен короткий вегетационный период. Сеянцы 2-й ротации не достигают стандартных размеров и имеют риск неподготовленности к низким температурам осенне-зимнего периода.

Морозоустойчивость сеянцев хвойных колеблется от летнего минимума, когда побеги удлиняются, до зимнего максимума, когда их рост замедляется или прекращается. На стадии развития почек морозоустойчивость низкая или средняя (повреждения – от –5 °С). После завершения развития терминальных почек морозоустойчивость повышается до среднего и высокого уровней (отсутствие повреждений – от –15 до –40 °С). Морозоустойчивость после заложения почек у хвойных значительно варьирует в зависимости от вида, происхождения, условий выращивания и климатических факторов.

Ключевыми факторами, определяющими морозоустойчивость сеянцев хвойных, являются температура, качество и количество света, а также продолжительность фотопериода. Акклиматизация хвойных к холоду представляет собой процесс, который объединяет сложную сеть сигнальных путей: регулирование реакций на холод циркадными ритмами, взаимодействие качества освещения и продолжительности фотопериода, а также участие фитогормонов в привыкании к низким температурам. Изменения, вызванные низкими температурами, включают в себя сдвиги в содержании различных метаболитов (сахаров, защитных белков и других соединений), модификацию клеточных мембран, смену уровней гормонов и экспрессии генов.

Всходы хвойных растений особенно уязвимы к заморозкам, и их устойчивость определяется как генетическим потенциалом, так и факторами окружающей среды. При понижении температур в осенний и зимний периоды, сеянцы могут оказаться более уязвимыми к повреждениям от заморозков из-за резких колебаний температуры.

Свет в красном (600–730 нм) и дальнем красном спектрах (700–900 нм) оказывает влияние на морозоустойчивость хвойных пород, воздействуя на фитохромную систему растений путем изменения соотношения активных и неактивных форм фитохромного белка. Красный свет вызывает преобразование фитохрома в активное состояние, что способствует удлинению побегов и предотвращает образование почек. Дальний красный свет превращает фитохром в неактивную форму и противодействует эффектам красного света. Лампы, используемые в лесных питомниках, обладают насыщенным спектром как красного, так и дальнего красного излучения.

Каротиноиды, как и белки холодового шока, являются в хвое элементами термогенеза, способствующими активному переносу энергии квантов света в энергию тепла, продлевая сроки функционирования фотосинтетического аппарата, что дает возможность хвойным завершить процессы закаливания и достичь физиологического состояния морозоустойчивости. При адаптации к холоду виолаксантиновый цикл превращается из кратковременного и динамичного механизма защиты в долговременный, который действует до прекращения фотосинтеза.

Контролируя продолжительность фотопериода, сеянцы хвойных можно поддерживать в состоянии роста (при длительном фотопериоде) или побуждать к прекращению удлинения побегов (при коротком фотопериоде), формированию терминальных почек и морозоустойчивости.

Формирование морозоустойчивости сеянцев хвойных зависит от обеспеченности водой и элементами минерального питания. Дефицит влаги и использование удобрений могут как положительно, так и отрицательно сказываться на морозоустойчивости сеянцев хвойных в зависимости от фазы развития сеянцев и условий выращивания. Ткани сеянцев с дефицитом элементов питания не способны развивать такой высокий уровень морозоустойчивости, как ткани без дефицита, однако критически низкой концентрации элементов минерального питания до настоящего времени не представлено.

При выращивании посадочного материала в лесных питомниках в условиях северных широт целесообразно использовать различные агротехнические приемы для повышения морозоустойчивости сеянцев. К таким приемам относятся внесение удобрений, регуляторов роста, применение определенных режимов выращивания, защитных материалов (укрывная ткань, снежный покров, опилки), подрезки корней, орошения морозом и др.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. *Асахина Е.А.* Процессы замерзания и повреждения растительных клеток. Холодостойкость растений / пер с англ. под ред. Г.А. Самыгина. М.: Колос, 1983. С. 23–35.

Asakhina E.A. Freezing and Damage of Plant Cells. *Plant Cold Hardiness and Freezing Machanisms and Crop Implications*. Transl. from Eng. Ed. by G.A. Samygin. Moscow, Kolos Publ., 1983, pp. 23–35. (In Russ.).

2. *Бобринев В.П., Пак Л.Н., Банщикова Е.А.* Агротехника выращивания сеянцев ели сибирской в Забайкальском крае // Изв. вузов. Лесн. журн. 2017. № 3. С. 70–77.

Bobrinev V.P., Pak L.N., Banshchikova E.A. Agricultural Technology of Cultivation of Siberian Spruce Seedlings in the Trans-Baikal Territory. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2017, no. 3, pp. 70–77. (In Russ.). https://doi.org/10.17238/issn0536-1036.2017.3.70

3. *Бобушкина С.В.* Приемы повышения эффективности производства посадочного материала хвойных пород с закрытой корневой системой в Архангельской области // Вестн. МГУЛ – Лесн. вестн. 2021. Т. 25, № 6. С. 45–54.

Bobushkina S.V. Efficiency Production Methods of Conifers Ball-Rooted Planting Stock in Arkhangelsk Region. *Lesnoy vestnik* = Forestry Bulletin, 2021, vol. 25, no. 6, pp. 45–54. (In Russ.). https://doi.org/10.18698/2542-1468-2021-6-45-54

4. *Богданова О.Н.* Анализ роли стимуляторов роста в лесном хозяйстве // Инновационные идеи молодых исследователей для агропромышленного комплекса: сб. материалов Междунар. науч.-практ. конф. Т. I. Пенза: Пензенский гос. аграрн. ун-т, 2022. С. 111–114.

Bogdanova O.N. Analysis of the Role of Growth Stimulators in Forestry. *Innovative Ideas of Young Researchers for the Agroindustrial Complex: Proceedings of the International Scientific and Practical Conference*. Vol. I. Penza, PSAU Publ., 2022, pp. 111–114. (In Russ.).

5. *Бухов Н.Г.* Динамическая световая регуляция фотосинтеза // Физиология растений. 2004. Т. 51, № 6. С. 825–837.

Bukhov N.G. Dynamic Light Regulation of Photosynthesis (A Review). *Russian Journal of Plant Physiology*, 2004, vol. 51, no. 6, pp. 742–753. https://doi.org/10.1023/B:RUPP.0000047822.66925.bf

6. *Демина Н.А., Васильева Н.Н., Дуркина Т.М., Файзулин Д.Х.* Влияние стимуляторов на рост и развитие сеянцев ели с закрытой корневой системой // Journal of Agriculture and Environment. 2024. № 11(51). Ст. № 13. Режим доступа: https://jae.cifra.science/archive/11-51-2024-november/10.60797/JAE.2024.51.19 (дата обращения: 29.06.26).

Demina N.A., Vasiljeva N.N., Durkina T.M., Faizulin D.K. Influence of Stimulants on Growth and Development of Spruce Seedlings with Root-Balled Tree System. *Journal of Agriculture and Environment*, 2024, no. 11(51), art. 13. (In Russ.).
https://doi.org/10.60797/JAE.2024.51.19

7. *Колесниченко А.В., Войников В.К.* Белки низкотемпературного стресса растений. Иркутск: Арт-Пресс, 2003. 196 с.

Kolesnichenko A.V., Voynikov V.K. *Plant Low-Temperature Stress Proteins*. Irkutsk, Art-Press Publ., 2003. 196 p. (In Russ.).

8. *Маслова Т.Г., Попова И.А., Корнюшенко Г.А., Королева О.Я.* Развитие представлений о функциях виолаксантинового цикла в фотосинтезе // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 3. С. 437– 449.

Maslova T.G., Popova I.A., Kornyushenko G.A., Koroleva O.Ya. The Development of Ideas about the Violaxanthin Cycle Functions in Photosynthesis. *Fiziologiya rastenij* = Russian Journal of Plant Physiology, 1996, vol. 43, no. 3, pp. 437–449. (In Russ.).

9. *Софронова В.Е., Чепалов В.А.* Адаптивные изменения состава фотосинтетических пигментов хвои *Pinus sylvestris* L. при понижении температуры // Наука и образование. 2007. № 2. С. 34–39.

Sofronova V.E., Chepalov V.A. Adaptive Changes in the Composition of Photosynthetic Pigments of *Pinus sylvestris* L. Needles with Decreasing Temperature. *Nauka i obrazovanie* = The Education and Science Journal, 2007, no. 2, pp. 34–39. (In Russ.).

10. *Тарханов С.Н., Пинаевская Е.А., Аганина Ю.Е., Пахов А.С.* Изменчивость биохимических признаков *Pinus sylvestris* (Pinaceae) при адаптации форм в условиях избыточного увлажнения // Изв. вузов. Лесн. журн. 2023. № 4. С. 58–75.

Tarkhanov S.N., Pinaevskaya E.A., Aganina Yu.E., Pakhov A.S. Variability of Biochemical Properties during Adaptation of *Pinus sylvestris* (Pinaceae) Forms to Excessive Moisture Conditions. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2023, no. 4, pp. 58–75. (In Russ.). https://doi.org/10.37482/0536-1036-2023-4-58-75

11. Aitken S., Hannerz M. Genecology and Gene Resource Management Strategies for Conifer Cold Hardiness. *Conifer Cold Hardiness*. Ed. by F.J. Bigras, S.J. Colombo. Springer, Dordrecht, 2001, pp. 23–53. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9650-3_2

12. Alden J., Hermann R.K. Aspects of the Cold-Hardiness Mechanisms in Plants. *The Botanical Review*, 1971, vol. 37, pp. 37–142. https://doi.org/10.1007/BF02860300

13. Aldhous J.P., Atterson J., Low A.J., Brown R.M. Nursery Investigations. *Report on Forest Research*. London, 1968, pp. 28–36.

14. Allison C.J. Freeze-Damage Control in Forest Nurseries. *Proceedings of the International Plant Propagator's Society*, 1972, vol. 22, pp. 77–82.

15. Aquil S., Ahmad S.H., Reshi Z.A., Mahmooduzzafar N., Iqbal M. Physiological and Biochemical Response of *Albizia lebbeck* Benth. to Coal Smoke Pollution. *Pollution Research*, 2003, vol. 22(4), pp. 489–493.

16. Armson K.A. The Growth and Absorption of Nutrients by Fertilized and Unfertilized White Spruce Seedlings. *The Forestry Chronicle*, 1966, vol. 42(2), pp. 127–136. https://doi.org/10.5558/tfc42127-2

17. Armson K.A., Sadreika V. *Forest Tree Nursery Soil Management and Related Practices*. Toronto, Canada, Ontario Ministry of Natural Resources, 1974. 177 p.

18. Arnott J.T. Regulation of White Spruce, Engelmann Spruce and Mountain Hemlock Seedling Growth by Controlling Photoperiod. *Forestry Supplement*, 1989, vol. 62, pp. 157–168.

19. Atterson J. Slow-Acting Inorganic Fertilizers. *Report on Forest Research*. London, Her Majesty's Stationary Office, 1966, pp. 21–23.

20. Barnes A.D., Kelley W.D. Effects of a Triazole, Uniconazol, on Shoot Elongation and Root Growth in Loblolly Pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 1992, vol. 22(1), pp. 1–4. https://doi.org/10.1139/x92-001

21. Baule H., Fricker C. *The Fertilizer Treatment of Forest Trees*. Transl. by C.L. Whittles. München, BLV Verlagsgessellschaft mbH, 1970. 259 p.

22. Beck E.H., Fettig S., Knake C., Hartig K., Bhattarai T. Specific and Unspecific Responses of Plants to Cold and Drought Stress. *Journal of Biosciences*, 2007, vol. 32, pp. 501–510. https://doi.org/10.1007/s12038-007-0049-5

23. Benzian B. Effect of Nitrogen and Potassium Concentrations in Conifer Seedlings on Frost Damage. *Rothamsted Experimental Station Report for 1965*. 1966, pp. 58–59.

24. Bigras F.J., D'Aoust A.L. Influence of Photoperiod on Shoot and Root Frost Tolerance and Bud Phenology of White Spruce Seedlings (*Piceaglauca*). *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, vol. 23(2), pp. 219–228. https://doi.org/10.1139/x93-029

25. Bigras F.J., Gonzales A., D'Aoust A.L., Hébert C. Frost Hardiness, Bud Phenology and Growth of Containerized *Picea mariana* Seedlings Grown at Three Nitrogen Levels and Three Temperature Regimes. *New Forests*, 1996, vol. 12, pp. 243–259. https://doi.org/10.1007/BF00027934

26. Bigras F.J., Margolis H.A. Shoot and Root Sensitivity of Containerized Black Spruce, White Spruce and Jack Pine Seedlings to Late Fall Freezing. *New Forests*, 1997, vol. 13, pp. 29–49. https://doi.org/10.1023/A:1006509619164

27. Calmé S., Margolis H.A., Bigras F.J. Influence of Cultural Practices on the Relationship between Frost Tolerance and Water Content of Containerized Black Spruce, White Spruce, and Jack Pine Seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 1993, vol. 23(3), pp. 503–511. https://doi.org/10.1139/x93-068

28. Cannell M.G.R., Sheppard L.J. Seasonal Changes in the Frost Hardiness of Provenances of *Picea sitchensis* in Scotland. *Forestry*, 1982, vol. 55, iss. 2, pp. 137–153. https://doi.org/10.1093/forestry/55.2.137

29. Cannell M.G.R., Smith R.I. Spring Frost Damage on Young *Picea sitchensis* 2. Predicted Dates of Budburst and Probability of Frost Damage. *Forestry*, 1984, vol. 57, iss. 2, pp. 177–197. https://doi.org/10.1093/forestry/57.2.177

30. Chang C.Y.-Y., Bräutigam K., Hüner N.P.A., Ensminger I. Champions of Winter Survival: Cold Acclimation and Molecular Regulation of Cold Hardiness in Evergreen Conifers. *New Phytologist*, 2020, vol. 229, iss. 2, pp. 675–691. https://doi.org/10.1111/nph.16904

31. Christersson L. The Effect of Inorganic Nutrients on Water Economy and Hardiness of Conifers. I. The Effect of Varying Potassium, Calcium and Magnesium Levels on Water Content, Transpiration Rate, and the Initial Phase of Development of Frost Hardiness of *Pinus sylvestris* L. Seedlings. *Studia Forestalia Suecica*, 1973, no. 103. 26 p.

32. Christersson L. Frost-Hardiness Development in *Pinus sylvestris* L. Seedlings at Different Levels of Potassium and Calcium Fertilization. *Canadian Journal of Forest Research*, 1975, vol. 5(4), pp. 738–740. https://doi.org/10.1139/x75-101

33. Colombo S.J. Frost Hardening Spruce Container Stock for Overwintering in Ontario. *New Forests*, 1996, vol. 13, pp. 449–467. https://doi.org/10.1023/A:1006571300025

34. Colombo S.J., Glerum C. Winter Injury to Shoots as It Affects Root Activity in Black Spruce Containers Seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 1984, vol. 14(1), pp. 31–32. https://doi.org/10.1139/x84-006

35. Colombo S.J., Menzies M.I., O'Reilly C. Influence of Nursery Cultural Practices on Cold Hardiness of Coniferous Forest Tree Seedlings. *Conifer Cold Hardiness*. Ed. by F.J. Bigras, S.J. Colombo. Dordrecht, Springer, 2001, pp. 223–252. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9650-3_9

36. Colombo S.J., Sampson P.H., Templeton C.W.G., McDonough T.C., Menes P.A., DeYoe D., et al. Assessment of Nursery Stock Quality in Ontario. *Regenerating the Canadian Forest: Principles and Practices for Ontario*. Ed. by R.G. Wagner, S.J. Colombo. Canada, Ontario Ministry of Natural Resources, 2001, pp. 307–324.

37. Costae e Silva F., Shvaleva A., Broetto F., Ortuño M.F., Rodrigues M.L., Almeida M.H., et al. Acclimation to Short-Term Low Temperatures in Two *Eucalyptus globulus* Clones with Contrasting Drought Resistance. *Tree Physiology*, 2009, vol. 29, iss. 1, pp. 77–86. https://doi.org/10.1093/treephys/tpn002

38. D'Aoust A.L., Cameron S.I. The Effect of Dormancy Induction, Low Temperatures and Moisture Stress on Cold Hardening of Containerized Black Spruce Seedlings. *Proceedings of the Canadian Containerized Tree Seedling Symposium*. Ed. by J.B. Scarratt, C. Glerum, C.A. Plexman. Ontario, Canada, 1982, pp. 153–161.

39. DeHayes D.H., Ingle M.A., Waite C.E. Nitrogen Fertilization Enhances Fold Tolerance of Red Spruce Seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 1989, vol. 19(8), pp. 1037–1043. https://doi.org/10.1139/x89-158

40. DeYoe D.R., McDonald J., Owens J. Culturing Strategies that Improve Bud Development and Cold Hardiness of Douglas-Fir Seedlings. *Woody Plant Growth in a Changing Chemical and Physical Environment: Proceedings of the IUFRO Working Party on Shoot Growth Physiology*. Ed. by D.P. Lavender. Vancouver, BC, Canada, 1987, p. 311.

41. Domisch T., Finér L., Lehto T. Effects of Soil Temperature on Biomass and Carbohydrate Allocation in Scots Pine (*Pinus sylvestris*) Seedlings at the Beginning of the Growing Season. *Tree Physiology*, 2001, vol. 21, iss. 7, pp. 465–472. https://doi.org/10.1093/treephys/21.7.465

42. Domisch T., Finér L., Lehto T. Growth, Carbohydrate and Nutrient Allocation of Scots Pine Seedlings after Exposure to Simulated Low Soil Temperature in Spring. *Plant and Soil*, 2002, vol. 246, pp. 75–86. https://doi.org/10.1023/A:1021527716616

43. Domisch T., Martz F., Repo T., Rautio P. Winter Survival of Scots Pine Seedlings under Different Snow Conditions. *Tree Physiology*, 2018, vol. 38, iss. 4, pp. 602–616. https://doi.org/10.1093/treephys/tpx111

44. Dormling I. The Role of Photoperiod and Temperature in the Induction and the Release of Dormancy in *Pinus sylvestris* L. Seedlings. *Annals of Forest Science*, 1989, vol. 46, no. Supplement, pp. 228s–232s. https://doi.org/10.1051/forest:19890554

45. Duryea M.L., Lavender D.P. Water Relations, Growth and Survival of Root-Wrenched Douglas-Fir Seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 12(3), pp. 545–555. https://doi.org/10.1139/x82-085

46. Ensminger I., Busch F., Hüner N.P.A. Photostasis and Cold Acclimation: Sensing Low Temperature through Photosynthesis. *Physiologia Plantarum*, 1982, vol. 126, iss. 1, pp. 28–44. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2006.00627.x

47. Gerber F. Methods of Cold and Frost Protection (U.S.A.). *Techniques of Frost Predication and Methods of Frost and Cold Protection. Technical Note No. 157*. Ed. by A. Bagdonas, G.C. Georg, J.F. Gerber. Geneva, World Meteorological Organization, 1978, Part II (a), pp. 47–84.

48. Glerum C. Annual Trends in Frost Hardiness and Electrical Impedance for Seven Coniferous Species. *Canadian Journal of Plant Science*, 1973, vol. 53(4), pp. 881–889. https://doi.org/10.4141/cjps73-170

49. Grossnickle S.C. Why Seedlings Survive: Influence of Plant Attributes. *New Forests*, 2012, vol. 43, pp. 711–738. https://doi.org/10.1007/s11056-012-9336-6

50. Grossnickle S.C., Folk R.S. Abscisic Acid Analogs Reduce Planting Stress in Newly Planted Seedlings. *National Proceedings: Forest and Conservation Nursery Associations*. USDA Forest Service General Technical Report RM-257, 1994, pp. 214–222.

51. Hallett R.D. Contrasting Approaches to Containerized Seedling Production. 3. The Maritime Provinces. *Proceedings of the Canadian Containerized Tree Seedling Symposium*. Ed. by J.B. Scarratt, C. Glerum, C.A. Plexman. Toronto, Canada, 1982, pp. 134–138.

52. Hannertz M. *Damages to Norway Spruce* (*Picea abies* L. Karst.) *Seedlings Caused by a Late Spring Frost*. Uppsala, Sweden, Forestry Research Institute of Sweden, 1994, SkogForsk Report no. 5.

53. Hansen J.M., Eriksen E.N. The Effect of Photosynthetic Photon Flux Density on Development of Frost Hardiness in Top and Roots of *Larix leptolepis* Seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1993, vol. 8, iss. 1-4, pp. 204–212. https://doi.org/10.1080/02827589309382770

54. Hawkins B.J., Davradou M., Pier D., Shortt R. Frost Hardiness and Winter Photosynthesis of *Thuja plicata* and *Pseudotsuga menziesii* Seedlings Grown at Three Rates of Nitrogen and Phosphorus Supply. *Canadian Journal of Forest Research*, 1995, vol. 25(1), pp. 18–28. https://doi.org/10.1139/x95-003

55. Hänninen H. *Boreal and Temperate Trees in a Changing Climate.* Dordrecht, The Netherlands, Springer, 2016. 342 p. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7549-6

56. Heide O.M. Growth and Dormancy in Norway Spruce Ecotypes (*Picea abies*). I. Interaction of Photoperiod and Temperature. *Physiologia Plantarum*, 1974, vol. 30, iss. 1, pp. 1–12. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1974.tb04983.x

57. Huner N.P.A., Öquist G., Sarhan F. Energy Balance and Acclimation to Light and Cold. *Trends in Plant Science*, 1998, vol. 3, iss. 6, pp. 224–230. https://doi.org/10.1016/S1360-1385(98)01248-5

58. Ishikawa M., Robertson A.J., Gusta L.V. Comparison of Viability Tests for Assessing Cross-Adaptation to Freezing, Heat and Salt Stresses Induced by Abscisic Acid in Bromegrass (*Bromus inermis* Leyss) Suspension Cultured Cells. *Plant Science*, 1995, vol. 107, pp. 83–93. https://doi.org/10.1016/0168-9452(95)04100-9

59. Kalcsits L., Silim S., Tanino K. The Influence of Temperature on Dormancy Induction and Plant Survival in Woody Plants. *Plant Cold Hardiness: From the Laboratory to the Field*. Ed. by L.V. Gusta, M.E. Wisniewski, K.K. Tanino. 2009, pp. 108–118. https://doi.org/10.1079/9781845935139.0108

60. Koski V., Sievänen R. Timing of Growth Cessation in Relation to the Variations in the Growing Season. *Crop Physiology of Forest Trees*. Ed. by P.M.A. Tigerstedt, P. Puttonen, V. Koski. Helsinki, Helsinki University Press, 1985, pp. 167–193.

61. Landis T.D., Tinus R.W., McDonald S.E., Barnett J.P. Atmospheric Environment. Vol. 3. *The Container Tree Nursery Manual. Agriculture Handbook 674*. Washington, DC, U.S. Department of Agriculture, Forest Service, 1992. 145 p.

62. Lavender D.P. Plant Physiology and Nursery Environment: Interactions Affecting Seedling Growth. *Forest Nursery Manual: Production of Bare-Root Seedlings*. Ed. by M.L. Duryea, T.D. Landis, C.R. Perry. Dordrecht, The Netherlands, Springer, 1984, pp. 133–141. https://doi.org/10.1007/978-94-009-6110-4_14

63. Levitt J. Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses. Vol. I. *Responses of Plants to Environmental Stress: Water, Radiation, Salt and Other Stresses*. New York, Academic Press, 1980. 365 p.

64. Lindström A. Freezing Temperatures in the Root Zone – Effects on Growth of Containerized *Pinus sylvestris* and *Picea abies* Seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1986, vol. 1, iss. 1-4, pp. 371–377. https://doi.org/10.1080/02827588609382429

65. Lindström A. *Winter Storage and Root Hardiness of Containerized Seedlings*. Doctoral Thesis. Garpenberg, Sweden, Swedish University of Agricultural Sciences, 1987. 38 p.

66. Lindström A., Mattsson A. Equipment for Freezing Roots and Its Use to Test Cold Resistance of Young and Mature Roots of *Picea abies* Seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1989, vol. 4, iss. 1-4, pp. 59–66. https://doi.org/10.1080/02827588909382546

67. Lindström A., Stattin E., Gräns D., Wallin E. Storability Measures of Norway Spruce and Scots Pine Seedlings and Assessment of Post-Storage Vitality by Measuring Shoot Electrolyte Leakage. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2014, vol. 29, iss. 8, pp. 717–724. https://doi.org/10.1080/02827581.2014.977340

68. Margolis H.A., Waring R.H. Carbon and Nitrogen Allocation Patterns of Douglas-Fir Seedlings Fertilized with Nitrogen in Autumn. II. Field Performance. *Canadian Journal of Forest Research*, 1986, vol. 16(5), pp. 903–909. https://doi.org/10.1139/x86-161

69. McCreary D.D., Tanaka Y., Lavender D.P. Regulation of Douglas-Fir Seedling Growth and Hardiness by Controlling Photoperiod. *Forest Science*, 1978, vol. 24, iss. 2, pp. 142–152. https://doi.org/10.1093/forestscience/24.2.142

70. McKay H.M., Mason W.L. Physiological Indicators of Tolerance to Cold Storage in Sitka Spruce and Douglas-Fir Seedlings. *Canadian Journal of Forest Research*, 1991, vol. 21(6), pp. 890–901. https://doi.org/10.1139/x91-124

71. Menzies M.I., Holden D.G., Green L.M., Rook D.A. Seasonal Changes in Frost Tolerance of *Pinus radiata* Seedlings Raised in Different Nurseries. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 1981, vol. 11(2), pp. 100–111.

72. Morgenstern E.K. Range-Wide Genetic Variation of Black Spruce: Reply. *Canadian Journal of Forest Research*, 1979, vol. 9(4), pp. 548–548. https://doi.org/10.1139/x79-096

73. Muilu-Mäkelä R., Vuosku J., Saarinen M., Hamberg L., Ruotsalainen S., Häggman H., et al. Coping with Spring Frost-Effects on Polyamine Metabolism of Scots Pine Seedlings. *iForest – Biogeosciences and Forestry*, 2017, vol. 10, iss. 1, pp. 227–236. https://doi.org/10.3832/ifor2003-009

74. O'Reilly C., Keane M. Root Wrenching May Influence Dormancy Development of Sitka Spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) Seedlings in the Nursery. *Irish Forestry*, 1996, vol. 53, pp. 45–54.

75. Ottander C., Campbell D., Öquist G. Seasonal Changes in Photosystem II Organization and Pigment Composition in *Pinus sylvestris*. *Planta*, 1995, vol. 197, pp. 176–183. https://doi.org/10.1007/BF00239954

76. Öquist G., Huner N.P.A. Photosynthesis of Overwintering Evergreen Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, vol. 54, pp. 329–355. https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.54.072402.115741

77. Pellett H. Comparison of Cold Hardiness Levels of Root and Stem Tissue. *Canadian Journal of Plant Science*, 1971, vol. 51(3), pp. 193–195. https://doi.org/10.4141/cjps71-039

78. Pellett N.E., White D.B. Effect of Soil Nitrogen and Soil Moisture Levels on the Cold Acclimation of Container Grown *Juniperus chinensis* 'Hetzi'. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 1969, vol. 94, iss. 5, pp. 457–459. https://doi.org/10.21273/JASHS.94.5.457

79. Radville L., Bauerle T.L., Comas L.H., Marchetto K.A., Lakso A.N., Smart D.R. et al. Limited Linkages of Aboveground and Belowground Phenology: A Study in Grape. *American Journal of Botany*, 2016, vol. 103, iss. 11, pp. 1897–1911. https://doi.org/10.3732/ajb.1600212

80. Radville L., McCormack L.M., Post E., Eissenstat D.M. Root Phenology in a Changing Climate. *Journal of Experimental Botany*, 2016, vol. 67, iss. 12, pp. 3617–3628. https://doi.org/10.1093/jxb/erw062

81. Robonen E.V., Chernobrovkina N.P., Raevsky B.V., Zaitseva M.I., Nelaeva K.G. Double-Cropping of *Pinus sylvestris* L. Containerized Seedlings under Short Growing Season Conditions at High Latitudes. *Lesnoy Zhurnal* = Russian Forestry Journal, 2024, no. 6, pp. 50–65. https://doi.org/10.37482/0536-1036-2024-6-50-65

82. Rook A. Disorders of the Hair. *Practitioner*, 1973, vol. 211(265), pp. 593–599.

83. Rook D.A., Menzies M.I., Robotham R.W. Artificial Frosting Studies of Radiata Pine Planting Stock. *New Zealand Journal of Forestry*, 1974, vol. 19, pp. 295–300.

84. Ryyppö A., Repo T., Vapaavuori E. Development of Freezing Tolerance in Roots and Shoots of Scots Pine Seedlings at Nonfreezing Temperatures. *Canadian Journal of Forest Research*, 1998, vol. 28(4), pp. 557–565. https://doi.org/10.1139/x98-022

85. Salisbury F.B., Ross C.W. *Plant Physiology*. Belmont, California, Wadsworth Publishing Company, 1985. 540 p.

86. Scheer H. The Pigments. *Light-Harvesting Antennas in Photosynthesis*. Ed. by B.R. Green, W.W. Parson. Dordrecht, Springer, 2003, pp. 29–81. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2087-8_2

87. Smith R.F., Hallett R.D. Inducing Dormancy in Black Spruce (*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.) Seedlings with Paclobutrazol. *Proceedings of the 26th Annual Meeting of the Plant Growth Regulators Society of America.* Costa Mesa, California, 1999, pp. 147–151.

88. Soikkeli S., Kärenlampi L. The Effects of Nitrogen Fertilization on the Ultrastructure of Mesophyll Cells of Conifer Needles in Northern Finland. *European Journal of Forest Pathology*, 1984, vol. 14, iss. 3, pp. 129–136. https://doi.org/10.1111/j.1439-0329.1984.tb00937.x

89. Søgaard G., Granhus A., Johnsen Ø. Effect of Frost Nights and Day and Night Temperature during Dormancy Induction on Frost Hardiness, Tolerance to Cold Storage and Bud Burst in Seedlings of Norway Spruce. *Trees*, 2009, vol. 23, pp. 1295–1307. https://doi.org/10.1007/s00468-009-0371-7

90. Stathers R.J. *Summer Frost in Young Forest Plantations*. FRDA Report 073. Victoria, BC, Canada, Ministry of Forests, 1989. 24 p.

91. Stattin E. *Root Freezing Tolerance and Storability of Scots Pine and Norway Spruce Seedlings*. Doctoral Thesis. Uppsala, Sweden, Swedish University of Agricultural Sciences, 1999. 31 p.

92. Stone E.L. Microelement Nutrition of Forest Trees: A Review. *Forest Fertilisation: Theory and Practice*. Muscle Shoals, Al, Tennessee Valley Authority, 1968, pp. 132–175.

93. Sutinen M.-L., Mäkitalo K., Sutinen R. Freezing Dehydration Damages Roots of Containerized Scots Pine (*Pinus sylvestris*) Seedlings Overwintering under Subarctic Conditions. *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, vol. 26(9), pp. 1602–1609. https://doi.org/10.1139/x26-180

94. Sutinen S., Partanen J., Viherä-Aarnio A., Häkkinen R. Development and Growth of Primordial Shoots in Norway Spruce Buds before Visible Bud Burst in Relation to Time and Temperature in the Field. *Tree Physiology*, 2012, vol. 32, iss. 8, pp. 987–997. https://doi.org/10.1093/treephys/tps063

95. Tanaka Y., Timmis R. Effect of Container Density on Growth and Cold Hardiness of Douglas-Fir Seedlings. *Proceedings of the North American Containerized Forest Tree Seedling Symposium*. Denver, Colorado, Great Plains Agricultural Council, 1974, pp. 181–186.

96. Timmis R. Effect of Nutrient Stress on Growth, Bud Set, and Hardiness in Douglas-Fir Seedlings. *Proceedings of the North American Containerized Forest Tree Seedling Symposium*. Denver, Colorado, Great Plains Agricultural Council, 1974, no. 68, pp. 187–193.

97. Timmis R., Worrall J. Environmental Control of Cold Acclimation in Douglas-Fir during Germination, Active Growth, and Rest. *Canadian Journal of Forest Research*, 1975, vol. 5(3), pp. 464–477. https://doi.org/10.1139/x75-064

98. Tranquillini W. Frost-Drought and Its Ecological Significance. *Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology, Vol. 12/B*. Ed. by O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler. Berlin, Springer, 1982, pp. 379–400. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68150-9_12

99. Van den Driessche R. Paclobutrazol and Triadimefon Effects on Conifer Seedling Growth and Water Relations. *Canadian Journal of Forest Research*, 1990, vol. 20(6), pp. 722–729. https://doi.org/10.1139/x90-095

100. Van Eerden E. Growing Season Production of Western Conifers. *Proceedings of the North American Containerized Forest Tree Symposium*. Ed. by R.W. Timus, W.I. Stein, W.E. Balmer. Denver, Colorado Great Plains Agricultural Council, 1974, no. 68, pp. 93–103.

101. Viherä-Aarnio A., Sutinen S., Partanen J., Häkkinen R. Internal Development of Vegetative Buds of Norway Spruce Trees in Relation to Accumulated Chilling and Forcing Temperatures. *Tree Physiology*, 2014, vol. 34, iss. 5, pp. 547–556. https://doi.org/10.1093/treephys/tpu038

102. Vogg G., Heim R., Hansen J., Schäefer C., Beck E. Frost Hardening and Photosynthetic Performance of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) Needles. I. Seasonal Changes in the Photosynthetic Apparatus and Its Function. *Planta*, 1998, vol. 204, pp. 193–200. https://doi.org/10.1007/s004250050246

103. Weiser C.J. Cold Resistance and Injury in Woody Plants. *Science*, 1970, vol. 169, iss. 3952, pp. 1269–1278. https://doi.org/10.1126/science.169.3952.1269

104. Williams J.T., Farias R.M. Utilisation and Taxonomy of the Desert Grass *Panicum turgidum*. *Economic Botany*, 1972, vol. 26, no. 1, pp. 13–20. https://doi.org/10.1007/BF02862257

Конфликт интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов
Conflict of interest: The authors declare no conflict of interest

Вклад авторов: Все авторы в равной доле участвовали в написании статьи
Authors' Contribution: All authors contributed equally to the manuscript