

ЯРУСНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ АКТИВНЫХ КОРНЕЙ И ЛИСТЬЕВ В ОНТОГЕНЕЗЕ КУСТАРНИКОВ

Рост и развитие кустарниковых пород, как и других жизненных форм высших растений, обусловлены функциональной корреляцией корней и листьев. На первых этапах онтогенеза активная жизнедеятельность корневой системы способствует обильному снабжению надземных органов водой, минеральными элементами и корневыми метаболитами, что приводит к повышению ассимиляционной деятельности и их энергичному росту [1]. Однако, в дальнейшем, в связи с рядом внутренних причин [2] ослабляется корнеобеспеченность листьев, что приводит к уменьшению поступления в листья продуктов корневого обмена. В подобных условиях ослабляются рост, синтез нуклеиновых кислот и белков [3]. Параллельно падает активность фотосинтеза [4], ухудшается водный режим [5], азотный обмен [6] и т. д. Вследствие таких коренных изменений в жизнедеятельности растений наступает старение и отмирание материнских и усиление роста дочерних осей. Аналогичные морфологические изменения происходят и с корневой системой кустарников по мере появления новых осей и возрастного изменения куста в целом. Показано, что в молодом возрасте смородины и крыжовника основная масса активных корней сосредоточена в поверхностном слое почвы. С возрастом она углубляется и вновь происходит увеличение ее доли в прикорневой зоне у старых кустов [7, 8]. В исследованиях В. О. Казаряна и Р. С. Шахазизяна [9] показано, что в онтогенезе указанных форм имеет место изменение физиологической активности корней как по отдельным осям, так и по ярусам.

Поскольку жизнедеятельность растительного организма обеспечивается функциональной корреляцией надземных и подземных метамеров, то мы вправе полагать, что ярусное смещение физиологической активности корней в онтогенезе кустарников сочетается с таковыми в надземной части. Для экспериментального подтверждения этого положения мы исследовали динамику изменения физиологической активности листьев и корней по ярусам осей разного порядка кустарников в зависимости от их онтогенетической подвинутоści.

Объекты и методы исследований. Объектами исследований служили молодые интенсивно растущие и старые индивиды с высыхающими материнскими и энергично растущими дочерними осями жимолости кавказской (*Lonicera caucasica* Pall). У подопытных растений с большой тщательностью выкапывались корни. Сначала производились схематические зарисовки для иллюстрации размещения наиболее густо разветвленной зоны активных корешков, затем определялись некоторые физиологические показатели всасывающих корней и листьев верхнего, среднего и нижнего ярусов скелетных образований.

Интенсивность фотосинтеза листьев определялась методом Чатского и Славика [10], содержание хлорофилла и прочность его связи с липопротеидным комплексом по Осиповой [11], со спектрофотометрирова-

нием на СФ—4 по Маккини [12], интенсивность транспирации по Иванову [13]. Содержание углеводов в разноярусных активных корнях—микрометодом Хагедорн—Иенсена, форм азота—по Къельдалю [14] и фосфора по Лоури и Лопесу [15] в модификации Хонда [16]. Повторность определений 5—6-кратная, данные обработаны статистически.

Результаты и обсуждения. Исследования размещения всасывающих корней показывают, что у молодых кустов зона наибольшего накопления активных корешков приурочена к терминальным, а у старых кустов—к базальным ярусам скелетных корней материнских осей. Более того примерно 1/3 часть проводящих корней старых осей почти не носила корней диаметром 1 мм и меньше. Проводящие корни осей второго порядка молодых, второго и третьего порядков старых кустов по всей длине были покрыты тоненькими разветвлениями.

Параллельно с морфологическими сдвигами в корневой системе исследуемых растений имели место и количественные изменения в содержании углеводов, форм азота и фосфора. Как видно из данных табл. 1, корни различных ярусов осей разного порядка отличаются друг от

Таблица 1

Содержание форм углеводов в разноярусных активных корнях молодых и старых индивидов жимолости кавказской (мг/г сухого веса)

Возраст кустов	Корни	Расположение корней по ярусам	Растворимые сахара	Крахмал	Сумма углеводов
Молодой	Материнской оси	Базальное	44.15±0.05	76.80±0.20	120.95±0.38
		Среднее	55.64±0.32	80.40±0.20	136.04±0.31
		Терминальное	58.61±0.24	80.10±0.25	138.71±0.25
	Осей II порядка	Базальное	74.98±0.25	75.30±0.40	150.28±0.46
		Среднее	66.23±0.28	83.70±0.10	149.93±0.27
		Терминальное	61.02±0.24	81.60±0.11	142.62±0.30
Старый	Материнской оси	Базальное	99.69±0.24	75.00±0.18	174.69±0.30
		Среднее	89.39±0.20	70.12±0.21	159.51±0.27
		Терминальное	65.94±0.20	65.78±0.15	131.72±0.25
	Осей II порядка	Базальное	51.36±0.19	72.90±0.10	124.26±0.22
		Среднее	57.21±0.24	78.00±0.15	135.21±0.28
		Терминальное	53.23±0.22	70.50±0.16	123.73±0.27
	Осей III порядка	Базальное	64.15±0.21	69.00±0.13	133.15±0.25
		Среднее	62.92±0.19	64.16±0.18	127.18±0.26
		Терминальное	57.94±0.22	60.24±0.11	118.18±0.24

друга по содержанию углеводов. Так, у материнских осей молодых кустов сумма углеводов нарастает в направлении терминальных зон скелетных корней. По сравнению с таковыми, у базальных это увеличение составляет 14,7%. Диаметрально противоположная картина обнаружена у дочерних осей второго порядка, у которых содержание как растворимых, так и суммы углеводов превалирует в активных корешках, отходящих от базального яруса.

У старых кустов выявлена иная картина. Выяснилось, что корни базальных ярусов материнских осей намного богаче набором сахаров, чем средних и терминальных. При сравнении же разноярусных корней осей второго порядка установлено смещение наибольшего со-

держания растворимых сахаров и суммы углеводов в пользу среднего яруса. Однако подобное увеличение более или менее умеренное и составляет для базальных ярусов соответственно 11,39 и 8,81%, а для терминальных—7,48 и 9,28%. Что касается содержания указанных трофических веществ в активных корнях осей третьего порядка, то картина их изменения по ярусам была примерно аналогична таковой у активных корней осей второго порядка молодых растений.

Повышенное содержание сахаров во всасывающих корнях обычно рассматривается как показатель их энергичной метаболической деятельности [2, 9, 17, 18], учитывая, что они являются акцепторами аммиака и синтеза разнообразных аминокислот. С этой точки зрения возрастное состояние кустов жимолости кавказской является фактором смещения наиболее активной метаболической зоны корней как материнских, так и дочерних осей. По мере старения и возникновения осей более молодых порядков (III), по всей вероятности, должны повторяться те же морфологические и физиологические изменения, что и у осей сравнительно высокого (II) порядка молодых растений.

Исходя из того, что уровень азотистых соединений в растениях в большей степени определяется содержанием углеводов [17], мы полагали, что разноярусные всасывающие корни должны проявлять неодинаковую способность поглощать и подвергать метаболизму азот почвы. Действительно, полученные нами данные в этом аспекте выявили неодинаковую способность указанных корней, отходящих от осей разного порядка, к синтезу и накоплению белкового азота, а также органического фосфора (табл. 2).

Таблица 2

Содержание форм азота и фосфора в разноярусных активных корнях жимолости кавказской (мг/г сухого веса), $M \pm m$

Возраст кустов	Корни	Расположение корней по ярусам	А з о т		Ф о с ф о р	
			Общий	Белковый	Общий	Органический
Молодой	Материнской оси	Базальное	$5,30 \pm 0,07$	$3,56 \pm 0,10$	$1,91 \pm 0,04$	$1,69 \pm 0,06$
		Среднее	$5,47 \pm 0,12$	$3,69 \pm 0,11$	$2,22 \pm 0,08$	$2,05 \pm 0,05$
		Терминальное	$6,07 \pm 0,03$	$4,33 \pm 0,05$	$4,42 \pm 0,05$	$4,28 \pm 0,12$
	Осей II порядка	Базальное	$8,63 \pm 0,12$	$6,11 \pm 0,12$	$4,58 \pm 0,17$	$4,46 \pm 0,13$
		Среднее	$8,40 \pm 0,02$	$5,82 \pm 0,11$	$2,34 \pm 0,07$	$2,14 \pm 0,07$
		Терминальное	$5,76 \pm 0,11$	$3,64 \pm 0,09$	$2,21 \pm 0,05$	$1,96 \pm 0,04$
Старый	Материнской оси	Базальное	$12,07 \pm 0,13$	$7,31 \pm 0,14$	$4,23 \pm 0,13$	$4,09 \pm 0,12$
		Среднее	$7,02 \pm 0,15$	$4,09 \pm 0,11$	$3,52 \pm 0,11$	$3,35 \pm 0,12$
		Терминальное	$5,13 \pm 0,11$	$2,82 \pm 0,09$	$2,65 \pm 0,08$	$2,43 \pm 0,07$
	Осей II порядка	Базальное	$7,65 \pm 0,13$	$5,13 \pm 0,09$	$4,21 \pm 0,04$	$4,08 \pm 0,14$
		Среднее	$9,03 \pm 0,09$	$7,14 \pm 0,15$	$4,37 \pm 0,12$	$4,26 \pm 0,12$
		Терминальное	$5,88 \pm 0,07$	$4,45 \pm 0,11$	$4,17 \pm 0,11$	$3,98 \pm 0,09$
	Осей III порядка	Базальное	$8,28 \pm 0,02$	$5,26 \pm 0,12$	$4,05 \pm 0,12$	$3,77 \pm 0,12$
		Среднее	$6,15 \pm 0,09$	$3,50 \pm 0,11$	$3,65 \pm 0,07$	$3,32 \pm 0,09$
		Терминальное	$5,04 \pm 0,11$	$2,83 \pm 0,08$	$3,02 \pm 0,05$	$2,64 \pm 0,11$

Энергичным синтезом и накоплением белкового азота и органического фосфора у молодых кустов жимолости кавказской отличаются всасывающие разветвления, отходящие от терминальных ярусов про-

водящих корней материнских осей, которые по сравнению с таковыми средних и базальных ярусов содержат соответственно на 17,3 и 21,6% больше белкового азота и на 108,8 и 153,3% органического фосфора. В активных корнях осей II порядка тех же кустов изменение этих показателей имеет противоположную направленность: всасывающие корни базальных ярусов соответственно на 2,7; 49,8 и 4,9; 67,8% богаче общим и белковым азотом и на 95,7, 107,2 и 108,4, 127,5% — общим и органическим фосфором, чем средние и терминальные.

Ярусное смещение наибольшего содержания различных форм азота и фосфора в активных корешках разновозрастных осей свойственно и старым кустам, но несколько в ином порядке. Здесь уже у корней материнских осей накопление и превращение указанных соединений превалируют в активных разветвлениях базального яруса. Иная тенденция наблюдается у осей второго порядка, активные корни средних ярусов которых отличаются от базальных и терминальных как содержанием общего и белкового азота, так и общего и органического фосфора. Корни осей третьего порядка старых кустов как бы повторяют картину осей второго порядка молодых кустов. Здесь также обнаружено увеличение количества азот- и фосфорсодержащих соединений в активных корнях базального яруса. При сравнении с терминальными ярусами увеличение общего и белкового азота составляет 64,3 и 85,9%, а общего и органического фосфора — 34,1 и 42,8%.

Таким образом, анализируя полученные данные, мы приходим к выводу, что в ходе онтогенеза кустарников происходит наглядно выраженное смещение физиологической активности корней по ярусам как материнских, так и дочерних осей разного порядка.

Описанное выше динамическое смещение поглотительной и метаболической активности всасывающих корней по ярусам должно быть коррелятивно связано с подобными изменениями функциональной активности листьев по ярусам разновозрастных осей, с тем, чтобы обеспечить более энергичный обмен между указанными полярно расположенными ассимилирующими метамерами. Экспериментальная проверка этого положения осуществлялась определением содержания хлорофилла и прочности его связи с липопротеидным комплексом, активности фотосинтеза и транспирации в разноярусных листьях материнских и дочерних осей опытных кустов. Прежде всего выяснилось, что общее содержание хлорофилла у всех вариантов нарастает от верхнего яруса листьев к нижнему (табл. 3). Здесь, видимо, играет существенную роль то обстоятельство, что нижележащие листья находятся в условиях низкой освещенности, способствующей большему накоплению хлорофилла [19]. Далее выявлено, что у материнских осей молодых кустов содержание слабосвязанного хлорофилла нарастает в акропетальном, в то время как у осей второго порядка в базипетальном направлении, т. е. увеличение этого показателя по ярусам соответствует таковой возрастания физиологической активности в корневой системе. В обоих случаях прочность связи хлорофилла с липопротеидным комплексом увеличивалась по направлению нижнего яруса осей.

У материнских осей старых кустов имело место смещение наибольшего содержания слабосвязанного хлорофилла к среднему ярусу кроны. Аналогичная картина сохраняется у осей II порядка, однако у осей III порядка содержание этой формы хлорофилла уже превалирует в листьях нижних ярусов. Эти данные показывают, что ярусное смещение наиболее активного синтеза и накопления слабосвязанной фракции хлорофилла в разноярусных листьях не осуществляется, пока не появляются оси следующих порядков.

Что касается прочносвязанной формы и общего хлорофилла, то их

Таблица 3

Ярусная изменчивость содержания хлорофилла и прочности его связи
с липопротеидным комплексом в листьях жимолости кавказской
(мг/г сухого веса), $M \pm m$

Возраст кустов	Листья	Ярус	Хлорофилл			% слабосвязанного от общего
			Слабосвязанный	Прочносвязанный	Общая сумма	
Молодой	Материнской оси	Верхний	$1,15 \pm 0,025$	$7,88 \pm 0,21$	$9,03 \pm 0,21$	12,7
		Средний	$1,13 \pm 0,042$	$9,69 \pm 0,31$	$10,82 \pm 0,31$	10,4
		Нижний	$1,02 \pm 0,025$	$11,41 \pm 0,42$	$12,43 \pm 0,42$	8,2
	Осей II порядка	Верхний	$0,56 \pm 0,012$	$7,21 \pm 0,12$	$7,77 \pm 0,12$	7,2
		Средний	$0,59 \pm 0,011$	$7,57 \pm 0,19$	$8,16 \pm 0,020$	7,2
		Нижний	$0,62 \pm 0,008$	$8,32 \pm 0,14$	$8,94 \pm 0,14$	6,9
Старый	Материнской оси	Верхний	$0,68 \pm 0,027$	$8,61 \pm 0,13$	$9,29 \pm 0,15$	7,3
		Средний	$0,78 \pm 0,050$	$8,74 \pm 0,10$	$9,52 \pm 0,11$	8,2
		Нижний	$0,60 \pm 0,030$	$9,96 \pm 0,07$	$10,56 \pm 0,08$	5,7
	Осей II порядка	Верхний	$0,46 \pm 0,018$	$4,52 \pm 0,17$	$4,98 \pm 0,17$	9,2
		Средний	$0,52 \pm 0,023$	$4,71 \pm 0,11$	$5,23 \pm 0,13$	9,9
		Нижний	$0,45 \pm 0,017$	$5,64 \pm 0,10$	$6,09 \pm 0,17$	7,4
	Осей III порядка	Верхний	$0,38 \pm 0,012$	$6,56 \pm 0,03$	$6,94 \pm 0,05$	6,5
		Средний	$0,37 \pm 0,005$	$7,03 \pm 0,24$	$7,40 \pm 0,24$	5,0
		Нижний	$0,41 \pm 0,016$	$7,92 \pm 0,22$	$8,33 \pm 0,23$	4,9

Таблица 4

Ярусная изменчивость интенсивности фотосинтеза листьев жимолости
кавказской ($\text{мгСО}_2/\text{дм}^2/\text{час}$)

Возраст кустов	Листья	Ярус	Освещенность тыс. лк.	Температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$	Интенсивность фотосинтеза ($M \pm m$)
Молодой	Материнской оси	Верхний	72,7	25,8	$17,8 \pm 0,35$
		Средний	72,7	25,8	$15,6 \pm 0,49$
		Нижний	72,7	25,8	$12,6 \pm 0,30$
	Осей II порядка	Верхний	72,3	25,7	$10,3 \pm 0,21$
		Средний	72,3	25,7	$9,7 \pm 0,18$
		Нижний	72,3	25,7	$9,4 \pm 0,11$
Старый	Материнской оси	Верхний	72,7	25,8	$7,9 \pm 0,29$
		Средний	72,7	25,8	$11,3 \pm 0,41$
		Нижний	72,7	25,8	$7,3 \pm 0,25$
	Осей II порядка	Верхний	58,0	27,7	$16,1 \pm 0,66$
		Средний	58,0	27,7	$14,5 \pm 0,93$
		Нижний	58,0	27,7	$8,0 \pm 0,50$
	Осей III порядка	Верхний	58,0	27,7	$9,5 \pm 0,50$
		Средний	58,0	27,7	$9,5 \pm 0,50$
		Нижний	58,0	27,7	$8,7 \pm 0,35$

содержание у всех исследуемых вариантов нарастает в базипетальном направлении. Это означает, что общее содержание хлорофилла определяется в основном количеством прочносвязанной фракции, которая не подвергается ярусным изменениям в количественном отношении. Скорее всего увеличение его содержания в базипетальном направлении является результатом приобретения листьями теневой структуры.

Ярусная разнокачественность прочности связи хлорофилла с липопротеидным комплексом в осях разного порядка опытных кустов отражалась и на уровень фиксации CO_2 в процессе фотосинтеза (табл. 4). Исследования, проведенные примерно в одинаковых условиях освещенности и температуры, показали, что энергичный фотосинтез наблюдается у листьев тех ярусов, в которых более ослаблена связь хлорофилла с липопротеидным комплексом: у молодых кустов в верхних ярусах материнских и дочерних осей II порядка, а у старых — в среднем ярусе у этих же осей и в верхнем ярусе осей III порядка. По всей вероятности, подобная картина связана с жизнедеятельностью активных корней соответствующих ярусов. Что касается осей второго порядка молодых и третьего порядка старых кустов, то у них получается какое-то противоречие: более активными оказались корни базальных ярусов, а интенсивность фотосинтеза выше в листьях верхних ярусов. Однако это казавшееся противоречие исчезает, если принять во внимание, что повышение у них фотосинтетической активности (а также ослабление связи хлорофилла с липопротеидным комплексом) в верхнем ярусе является результатом питания этих осей не только собственными корнями, но и за счет метаболитов корней материнских осей. На основании этого положения можно допустить, что одним из факторов ярусного смещения физиологической активности листьев кустарников является переход осей к самостоятельному питанию.

Сравнение данных, полученных у листьев материнских осей молодых и старых кустов, показало, что у первых фотосинтез протекает более интенсивно, чем у вторых. Этот вопрос в литературе хорошо освещен и связывается с возникновением корневой недостаточности при старении растений [2, 20]. С другой стороны, многочисленные данные свидетельствуют о том, что интенсивный синтез и накопление слабосвязанного хлорофилла коррелируют с усиленной фотосинтетической деятельностью листьев [2, 21, 22, 23].

Ярусное изменение физиологической активности листьев проявилось не только в отношении фотосинтеза, но и в расходе воды через транспирацию (табл. 5). Данные таблицы показывают, что материнские оси молодых кустов проявляют четко выраженную акропетальную направленность нарастания транспирации. Однако с ослаблением роста и высыханием побегов верхней зоны материнских осей этот процесс ослабляется, но теперь уже усиливается у листьев средних ярусов. Как известно из литературных данных [24], одним из показателей старения древесных является появление ложного ядра, характеризующегося весьма слабой физиологической активностью [25, 26, 27]. По данным А. А. Яценко-Хмелевского [25], некоторые породы формируют ядро, которое четко отличается от заболони и обладает пониженной жизнедеятельностью. Наши исследования выявили наличие ядра в древесине материнских осей старых кустов и четко выраженное тилообразование в сосудах.

На основании литературных данных и наших наблюдений можно полагать, что смещение максимума интенсивности транспирации в средний ярус материнских осей старых кустов связано с образованием ядра и ухудшением транспорта воды в верхние ярусы, в силу чего более высокую физиологическую активность проявляют листья средних ярусов указанных осей.

Таблица 5

Ярусная изменчивость интенсивности транспирации листьев жимолости, находящейся в различных возрастных периодах

Возраст кустов	Листья	Ярус	Интенсивность транспирации, мг/дм ² час (M±m)
Молодой	Материнской оси	Верхний Средний Нижний	460±10,0 410±10,4 340±11,5
	Осей II порядка	Верхний Средний Нижний	406±8,3 386±6,2 331±9,1
Старый	Материнской оси	Верхний Средний Нижний	367±8,3 443±9,2 210±6,6
	Осей II порядка	Верхний Средний Нижний	697±17,1 627±15,3 356±13,0
	Осей III порядка	Верхний Средний Нижний	374±11,0 328±13,2 320±14,0

Интенсивность транспирации листьев осей второго и третьего порядка, независимо от возраста куста, нарастает в акропетальном направлении. При этом листья на осях II порядка молодых кустов транспирировали слабее, чем материнские, а у старых, наоборот, листья осей II порядка показали наивысшую способность транспирации. Из этих данных можно заключить, что различия в физиологической активности осей II и III порядков у старых кустов сходны с таковыми у листьев материнских осей и осей II порядка—у молодых. Отсюда можно полагать, что в молодом возрасте кустарников изменение интенсивности транспирации по ярусам определяется ксероморфностью листьев. При старении же и возникновении корневой недостаточности, когда дальнейшая ксерофитизация создает определенные трудности для нормального водообмена, одним из главных условий для интенсивности транспирации становится смещение физиологически активной зоны в корневой системе.

Проведенные исследования в конечном итоге показывают, что в ходе онтогенеза кустарников происходит смещение наиболее активной поглотительной и метаболической зоны корней по ярусам. При этом смена физиологической активности корней от базальной к акропетальному направлению и обратно связана с формированием дочерних осей. В связи с этим происходят коррелятивные сдвиги также в функциональной активности разноярусных листьев осей разного порядка. Основным условием ярусного изменения направления физиологической активности надземных и подземных ассимилирующих метамеров кустарниковых в онтогенезе, в отличие от древесных, является формирование дочерних осей последующих порядков.

ԱԿՏԻՎ ԱՐՄԱՏՆԵՐԻ ԵՎ ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՑՈՒՑԱՆԻՇՆԵՐԻ ՀԱՐԿԱՑԻՆ ՓՈՓՈԽՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ԹՓԱՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ՕՆՏՈԳԵՆԵԶՈՒՄ

Ելնելով արմատատերևային համահարաբերակցության տեսությունից, ուսումնասիրվել են տարահարկ ակտիվ արմատների և տերևների ֆիզիոլոգիական մի շարք ցուցանիշները կովկասյան ցախակեռասի օնտոգեննեզում:

Պարզվել է, որ՝ երիտասարդ բույսերի մայրական առանցքների ֆիզիոլոգիական ակտիվ արմատները տեղաբաշխված են ծայրային գոտում, իսկ ծեր թփերի մոտ՝ արմատավզիկի շրջանում:

Արմատային համակարգում տեղի ունեցող նման տեղաշարժերը գուրեպակցվել են տերևների ֆիզիոլոգիական ակտիվության հարկային հերթափոխության հետ: Սպիտակուցալիպոիդային կոմպլեքսի հետ թույլ կապված քլորոֆիլի պարունակության աճը երիտասարդ բույսերի մայրական առանցքների տերևներում ունի ակրոպետալ, իսկ դուստր առանցքների մոտ՝ բազիպետալ ուղղություն: Երբ թփերի մոտ այդ տեսակետից աչքի են ընկնում մայրական և երկրորդ կարգի առանցքների միջին հարկի և երրորդ կարգի ներքին հարկի տերևները: Բույսերի ֆոտոսինթետիկ ակտիվությունը բարձր է այն հարկի տերևներում, որտեղ ամենաթույլ է քլորոֆիլի կապը սպիտակուցալիպոիդային կոմպլեքսի հետ:

Երիտասարդ թփերի մոտ տրանսպիրացիայի ինտենսիվությունը աճում է ակրոպետալ, իսկ ծերերի մոտ՝ բազիպետալ ուղղությամբ:

Եզրակացություն է արվում այն մասին, որ ի տարբերություն ծառատեսակների, թփերի օնտոգեննեզում արմատների և տերևների ֆիզիոլոգիական ակտիվության հարկային հերթափոխությունը պայմանավորված է դուստր առանցքների առաջացման և հետագա կենսադորժումների հետ:

ЛИТЕРАТУРА

1. Казарян В. О. Старение высших растений как онтогенетическое затухание корне-листовой связи.—В сб.: Докл. Ереванского симпозиума по онтогенезу высших растений, Ереван, 1966.
2. Казарян В. О. Старение высших растений. М., Наука, 1969.
3. Чельцова Л. П. Рост конусов нарастания побегов в онтогенезе растений. Новосибирск, Наука, 1980.
4. Хуршудян П. А., Германиян Н. М. Онтогенетическое изменение массы корней и площади листьев у некоторых кустарников и деревьев.—В сб.: Онтогенез высших растений, Ереван, 1970.
5. Геозалян М. Г. Зависимость водного режима листьев от корнеобеспеченности растений.—В сб.: Онтогенез высших растений, Ереван, 1970.
6. Мухина В. А. Содержание азота в листьях черной смородины в зависимости от возраста растений и их происхождения.—В. сб.: Физиол. исследования интродуцируемых растений, М.—Л., 1966.
7. Резниченко А. Г. Особенности размещения корневой системы у разновозрастных кустов смородины и крыжовника.—Докл. ТСХА, вып. 93, 1963.
8. Бардина Г. А. К динамике корневой массы у различных сортов черной смородины на Корельском перешейке.—В сб.: Физиол. исследования интродуцируемых растений, М.—Л., 1966.
9. Казарян В. О., Шахазизян Р. С. К вопросу о морфофизиологических особенностях развития и отмирания корней различных по возрасту осей кустарников.—ДАН АрмССР, т. 70, № 2, 1980.

10. Чатский И., Славик Б. Полевой прибор для определения интенсивности фотосинтеза.—*Biol. plantarum*, 2(2). 1960.
11. Осипова О. Об извлекаемости хлорофилла из зеленых растений.—*ДАН СССР*, т. 57, вып. 8, 1947.
12. MacKinnney G. Absorption of light by chlorophyll solutions.—*J. Biol. Chem.*, 1941, v. 140, № 1.
13. Пильщикова Н. В. Определение интенсивности транспирации у срезанных листьев при помощи торзионных весов (по Иванову).—В сб.: Практикум по физиологии растений, М., с. 42—43, 1972.
14. Белозерский А. Н., Проскурякова Н. И. Практическое руководство по биохимии растений.—М., Советская наука, 388 с., 1951.
15. Sowry O. H., Soper J. H. The determination of inorganic phosphate in the presence of labile phosphate esters.—*J. Biol. Chem.*, 1946, v. 162, № 3, p. 421—426.
16. Honda S. J. The salt respiration and phosphate contents of Barley roots.—*Plant Physiol.*, 1956, v. 31, p. 62—70.
17. Прянишников Д. Н. Основные черты обмена азотистых веществ в растениях.—*Изв. АН СССР, серия биол.*, № 2, с. 147—159, 1945.
18. Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растении.—*Тимирязевские чтения, XX, АН СССР, М.*, с. 1—44, 1960.
19. Любименко В. Н. Влияние света различной напряженности на накопление сухого вещества и хлорофилла у светолюбивых и теневыносливых растений.—*Тр. по лесному опытному делу в России*, вып. 13, 1909.
20. Казарян В. О., Давтян В. А. О зависимости активности фотосинтеза растений от мощности и метаболической деятельности корней.—*Биол. ж. Армении*, 20, № 11, 1967.
21. Титова Н. В. Влияние подвоя на фотосинтетическую деятельность яблони.—*Автореф. дис. канд. биол. наук. Кишинев*, 20 с. 1972.
22. Давтян В. А. О различиях функциональной активности листьев и корней у суховершинного и нормально растущего тополя.—В сб.: *Онтогенез высших растений*, Ереван, 1970.
23. Абрамян А. Г. Зависимость обновления хлорофилло-липопротеидного комплекса от функционального состояния корне-листовой связи.—В сб.: *Онтогенез высших растений*, Ереван, 1970.
24. Гатцук А. Е. Морфогенез колючника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall.) при постоянном уровне песчаного субстрата.—В сб.: *Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений*, М., 1967.
25. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесных, М.—Л., АН СССР, 1954.
26. Крамер П. Дж., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений, М., Гослесбумиздат, 1963.
27. Казарян В. О., Давтян В. А., Чилингарян А. А., Арутюнян Р. Г. О разнокачественности ксилемного сока поперечных слоев ствола бука восточного.—*ДАН АрмССР*, т. 71, № 5, 1983.