

В. О. КАЗАРЯН, Г. С. АВАКЯН,
В. А. ДАВТЯН, А. А. КУЛИДЖАНЯН

О ВОДООБМЕНЕ ЛИСТЬЕВ ДУБА КРУПНОПЫЛЬНИКОВОГО В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТА И ГУСТОТЫ СТОЯНИЯ

В зависимости от густоты древостоя меняются атмосферная и почвенная влажность, температура, сила ветра и т. д. Эти факторы отражаются на интенсивность поглощения воды корнями и ее расходования растением [1—4]. В изреженных культурах больше обогреваются почва и крона деревьев, усиливается сила ветра, падает относительная влажность воздуха, тогда как в загущенных—снижается температура корнеобитаемой и атмосферной среды, увеличивается относительная влажность воздуха, вызывая ослабление поглощения воды и минеральных веществ. Исходя из всего этого, густота насаждения рассматривается как один из важных факторов, влияющих на интенсивность водообмена и общее состояние древостоя в целом. Отсюда следует, что исследованием водного режима лесокультур можно не только определить, но и подобрать оптимальную густоту насаждений на каждом возрастном этапе их жизни. Учитывая это обстоятельство, нами исследовались некоторые показатели водного режима листьев дуба крупнопыльникового (*Quercus macranthera* Fisch. ex Hohen.) в зависимости от возрастных классов и густоты стояния. С этой целью на территории Новемберянского лесхоза АрмССР были выделены опытные площадки 12, 23 и 33-летних культур, произрастающих в следующих пяти густотах древостоя: 12-летние—1350, 2420, 3310, 5370, 8790 шт/га, 23-летние—1070, 2340, 3100, 5220, 8340 шт/га, 33-летние—850, 2070, 3160, 4680, 7230 шт/га.

В период завершения роста у листьев подопытных деревьев определялось содержание различных форм воды по Маринчик [5], интенсивность транспирации—по Иванову [6], число и размеры устьиц—методом Полаччи [6]. Повторность определений первых двух показателей 3-кратная, а устьиц—50-кратная.

Результаты исследований различных форм воды в листьях дуба (табл. 1) наглядно показывают, что с увеличением густоты древостоя оводненность листьев закономерно возрастает. Параллельно нарастает и содержание свободной воды, с той лишь разницей, что это увеличение продолжается до определенного предела густоты, после чего содержание ее практически не меняется. Подобный ход количественного изменения указанной формы воды имеет место у деревьев, произрастающих при густоте 5370 и 8790 шт/га—у 12-летних, 3100, 5220 и 8340 шт/га—у 23—и 3160, 4680 и 7230 шт/га—у 33-летних культур. К тому же, различия между минимальными и максимальными ее значениями больше, чем таковые в отношении общей воды (у 12, 23 и 33-летних культур соответственно 13,3, 17,8 и 26,8% против 2,8, 10,4 и 11,3%), что следует связывать с влиянием сомкнутости древостоя.

Уменьшение оводненности листьев при снижении густоты стояния можно объяснить, во-первых, развитостью травяной растительности [7]

и, во-вторых, существенной ролью как микроклиматических факторов [3, 4], так и влагообеспеченности растений [8].

В исследованиях, посвященных рубкам ухода, показано, что изреживание древостоя приводит к возрастанию осмотического давления клеточного сока, водоудерживающей способности клеток и уменьшению свободной воды [2]. На основании этих данных можно считать, что уменьшение содержания свободной воды в более редких культурах связано также с общим тургорным состоянием клеток листьев.

Примечательными оказались величины отношения свободной воды к связанной. Выяснилось, что они находятся в строгой зависимости от густоты и возраста древостоя. В первом классе возраста этот показатель увеличивается у насаждений до густоты 5370 шт/га, в 23-летнем—до 5220 шт/га, а в 33-летнем—до 2070 шт/га. Следовательно, густота и возраст древостоя являются решающими факторами, во многом опре-

Таблица 1
Содержание различных форм воды в листьях дуба (% на сыр. вес)
при различных густотах стояния

Возраст, лет	Густота, шт/га	Формы воды ($M+m$)			Свободная Связанная
		общая	свободная	связанная	
12	1350	53,6±0,36	30,8±0,45	22,8±0,10	1,35
	240	52,5±0,28	32,3±0,51	20,2±0,25	1,60
	3310	54,3±0,05	33,5±0,64	20,8±0,40	1,61
	5370	53,6±0,23	34,3±0,38	19,3±0,15	1,78
	8790	55,1±0,87	34,9±0,55	20,2±0,86	1,73
23	1070	53,8±0,89	31,4±0,85	22,4±0,05	1,40
	2340	55,6±0,47	31,5±0,44	24,1±0,85	1,31
	3100	57,5±1,00	36,8±0,13	20,7±0,90	1,63
	5220	57,3±0,41	37,0±0,46	20,3±0,75	1,82
	8340	59,4±0,17	36,5±0,81	22,9±0,70	1,59
33	850	55,1±0,28	33,2±0,47	21,9±0,64	1,52
	2070	57,4±0,53	42,1±0,53	15,3±0,00	2,73
	3160	58,9±0,48	41,7±0,50	17,2±0,10	2,42
	4680	58,9±0,95	40,2±0,63	18,0±0,15	2,27
	7230	61,3±0,28	41,0±0,10	20,3±0,60	2,02

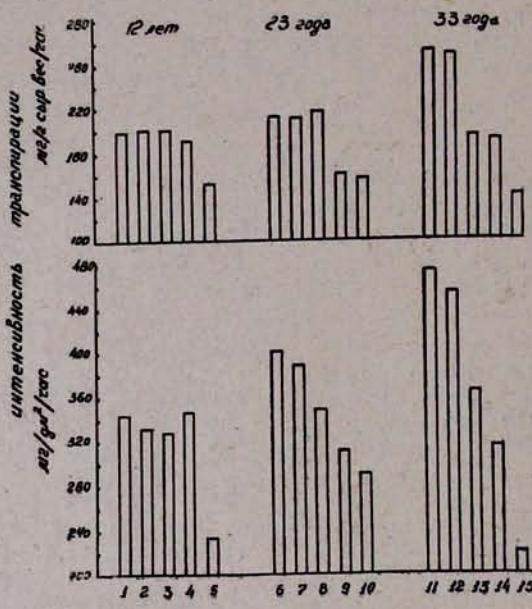
деляющими состояние воды в листьях. Увеличение содержания связанной воды, как правило, свидетельствует о количественном возрастании гидрофильных коллоидов клеток листа, что имеет большое значение для устойчивости растений к напряженным условиям существования [9—11]. Хотя и в редких густотах в листьях не обнаружено более или менее высокого содержания связанной воды, однако, на основании данных цитированных выше авторов можно считать, что уменьшение соотношения свободной и связанной форм воды при низкой густоте происходит за счет увеличения гидрофильных коллоидов.

Уровень соотношения свободной и связанной воды, согласно некоторым литературным данным [10, 11], обуславливает интенсивность процессов жизнедеятельности растений. Если исходить из этого положения, то окажется очевидным, что в приведенных нами данных повышенное соотношение свободной и связанной фракций воды в большой

степени определяло интенсивность других показателей водного режима, как, например, транспирации.

Известно, что активное испарение воды растением в период вегетации обеспечивает и интенсивное накопление органической массы [13]. С другой стороны, мы располагаем данными, свидетельствующими о существенном влиянии густоты древостоев на транспирацию и продуктивность деревьев [3, 4, 8, 12, 14]. При этом, даже если экологические условия, микроклимат, породный состав древостоя, его возраст варьируют в значительной степени, всегда оптимальный уровень транспирации приурочен к определенной густоте древостоя.

Из приведенных диаграмм (рис.) видно, что увеличение числа стволов на 1 га привело к снижению интенсивности транспирации, выраженной на единицу как сырого веса, так и поверхности листьев. Однако темпы снижения ее зависели и от возраста деревьев. Так, в 12-летнем возрасте, у первых четырех вариантов (от 1350 до 5370 шт/га) интенсивность транспирации, в пересчете на 1 г сырого веса листьев, колеб-



Интенсивность транспирации листьев дуба крупнопыльникового при различной густоте стояния: 1—1350, 2—2420, 3—3310, 4—5370, 5—8790, 6—1070, 7—2340, 8—3100, 9—5220, 10—8340, 11—850, 12—2070, 13—3160, 14—4680, 15—7230 шт/га.

балась в пределах 1—4,2%, в то время, как при достижении числа деревьев до 8790 шт/га разница с первым вариантом (1350 шт/га) уже составляла 31,6%. Подобным образом менялся этот показатель при пересчете на единицу поверхности листа. Отмеченная закономерность сохранилась и у 23- и 33-летних культур (при расчёте на 1 дм^2), с той лишь разницей, что резкий спад интенсивности транспирации наступает сравнительно раньше (с 3100 у 23- и с 3160 шт/га у 33-летних культур). В этом случае разница между крайними вариантами оказалась гораздо ощутимее.

Разница по возрастам опытных групп насаждений не столь велика, как в отношении интенсивности транспирации. Это, видимо, объясняется различием в вегетативной мощности этих разновозрастных групп деревьев, которые обладают неодинаковой как общей листовой поверхностью, так и массой активных корней на одной и той же площади местообитания. Именно это обстоятельство оказывает существенное влияние на интенсивность транспирации.

Обычно между величиной транспирации и содержанием свободной воды в листьях существует определенная связь [10, 15]. Причем, эти показатели тесно коррелируют с отношением свободной воды к связанной. В этом аспекте, сравнивая данные таблицы 1 и диаграмм, можно прийти к заключению, что в 12-летних культурах оптимальным для водного режима является густота 5370, в 23-летнем возрасте—от 3100 до 5220, а в 33-летнем—2070 шт. деревьев на 1 га. В этих густотах наблюдается также наиболее энергичная фиксация CO_2 листьями, интенсивный углеводный обмен и т. д. Следует также учесть, что показатели водного режима, интенсивности фотосинтеза, дыхания, активности ферментов, ростовых и других процессов тесно взаимосвязаны и взаимообусловлены [15—18].

Обнаруженные различия физиологических параметров между деревьями исследуемых густот можно объяснить тем, что чем реже густота стояния, тем сильнее освещенность культуры; в связи с этим усиливается и расход воды листьями [14, 19, 20]. Немаловажная роль приписывается и обогреву крон деревьев при интенсивном освещении, способствующему усилению транспирации [3]. Большое значение имеет также температура почвы и воздуха, которая выше в редких культурах [1, 8]. Она приводит к увеличению сухости воздуха, повышению сосущей силы клеток листьев и усилению транспирации. Поэтому ряд авторов сочетание температуры и влажности воздуха считает важным условием для регулирования транспирации [21, 22]. С другой стороны, есть сведения о том, что с увеличением отношения массы корней к надземным метамерам возрастает интенсивность транспирации у листьев [23—25].

Принимая во внимание эти положения, мы вправе полагать, что изменение интенсивности транспирации является результатом влияния совокупности целого ряда внутренних и внешних факторов—микроклимата, развитости корневой системы, физиологического состояния листьев в тех или иных густотах древостоя.

Сдвиги в водном режиме дуба, произрастающего в различных густотах, несомненно, были связаны и с морфоструктурными особенностями листового аппарата. Имеющиеся в этом отношении данные указывают на изменение этих показателей в зависимости от условий произрастания [2, 14, 26, 27], в частности освещения [28]. Этот фактор определяет не только синтез и содержание хлорофилла в листьях, но и структурные характеристики, функциональную активность, число и размеры устьичных просветов. Последние показатели, будучи зависимыми от водного режима и ксероморфности древесных, должны быть связаны с густотой насаждений. Исходя из этого предположения, нами изучались также число, размеры и степень открытости устьичных просветов у листьев дуба.

Полученные данные показали, что густота древостоя и сформированный при этом микроклимат являются решающими факторами морфоструктурных изменений листьев дуба (табл. 2). Это выражалось в том, что в низких густотах на единицу поверхности листа формировалось намного больше устьиц, чем в загущенных. В этом отношении в 12-летних культурах отличались деревья редкого стояния (1350 индивидов на 1 га), а у 23- и 33-летних—соответственно 1070—2340 и 850—

2070 шт/га. Кроме того, в зависимости от возраста деревьев, различия в размерах устьиц оказались совершенно иными. Если у 12-летних насаждений по мере увеличения густоты длина и ширина устьиц закономерно нарастают, то у 23-летних деревьев эти показатели сравнительно выше в варианте с 3100, а у 33-летних — в условиях 2070 и 4680 деревьев на 1 га. Фактически при густоте 2070 шт/га некоторое снижение размеров устьиц компенсировалось их числом на единицу поверхности листа.

Таблица 2
Влияние густоты стояния на работу устьичного аппарата
разновозрастных деревьев дуба

Возраст деревьев, лет	Густота шт/га	Общее число устьиц, шт/мм ²	% открытых, от общ.	Длина устьиц, мкм (M±m)	Ширина устьиц, мкм (M±m)	Открытость устьиц, мкм (M±m)
12	1350	516±5,1	87,4	17,4±0,54	13,6±0,40	3,4±0,12
	2420	428±4,6	87,6	20,1±0,55	13,7±0,46	4,1±0,18
	3310	367±4,3	91,0	20,9±0,30	15,2±0,26	3,9±0,15
	5370	361±4,2	92,2	21,2±0,28	15,1±0,20	4,2±0,13
	8790	310±3,9	93,2	21,7±0,23	15,9±0,18	4,4±0,09
23	1070	484±4,9	89,0	19,6±0,67	13,7±0,36	3,8±0,17
	2340	441±4,7	89,8	20,1±0,60	14,1±0,43	3,7±0,12
	3100	409±4,5	94,2	23,4±0,63	16,4±0,47	4,2±0,14
	5220	411±4,5	95,6	20,6±0,52	15,3±0,39	4,4±0,19
	8340	423±4,6	90,8	21,3±0,55	16,4±0,24	4,2±0,11
33	850	515±5,1	88,1	18,3±0,47	13,5±0,43	3,2±0,11
	2070	533±5,1	89,9	19,8±0,64	13,7±0,32	4,4±0,18
	3160	451±4,7	90,7	18,4±0,53	13,4±0,38	4,5±0,16
	4680	470±4,8	94,2	20,8±0,44	16,0±0,41	4,7±0,12
	7230	398±4,5	86,2	18,3±0,37	12,0±0,29	3,6±0,07

В этом возрасте густота 7230 деревьев на 1 га являлась неблагоприятной еще и для формирования устьиц крупных размеров.

Аналогичная картина получена и в отношении открытости устьичных просветов. Привлекает внимание то обстоятельство, что в возрасте 12 лет при увеличении густоты культур от 2420 до 8790 шт/га наблюдается возрастание открытости устьиц. С другой стороны, в наиболее густых вариантах 23- и 33-летних деревьев (8340 и 7230 шт/га соответственно), указанный показатель вновь падал, что, вероятно, связано с ухудшением освещенности листьев у этих деревьев. Между тем свет строго контролирует движение устьиц путем воздействия на количество тургорогенных веществ в замыкающих клетках [27].

В этих процессах немаловажна и роль корневой недостаточности загущенных насаждений, когда надземная часть меньше снабжается водой [23], что в сочетании с высокой сомкнутостью, слабой интенсивностью света и транспирации приводит устьица нижележащих листьев в слаботургорное состояние и к сужению их просветов. Эти факторы, имея решающее значение для работы устьичного аппарата, сильно влияли и на общее число функционирующих устьиц. В связи с этим, в редких густотах деревьев число открытых устьиц больше, чем в загущенных. Все эти факты подтверждают положение о том, что морфоструктурные и физиологические перестройки листового аппарата деревьев дуба крупнопыльникового в различных густотах стояния являются следст-

вием изменения как корнеобеспеченности, так и микроклиматических факторов лесного фитоценоза.

Загущенные лесонасаждения с возрастом существенно ослабляют функциональную активность листьев, и для восстановления физиологического состояния последних требуется сокращение числа индивидов на единицу площади, т. е. оптимизация густоты древостоя.

Исходя из полученных нами данных, в условиях Ноемберянского района Армении для 12-летних культур дуба крупнопыльникового оптимальной можно считать густоту насаждений 5370, а для 23- и 33-летних культур—соответственно 3100—5220 и 2070 стволов на 1 га.

Если показателем, определяющим оптимальную густоту древостоев, считать ксероморфность, то следует учесть не только структурные особенности листьев верхних ярусов, но и кроны в целом. При этом, как правило, при густых насаждениях ярусная ксероморфность листьев выражена более сильно не только в связи с неодинаковой интенсивностью света на разных высотах, но и вследствие чрезмерного удаления листьев от корневой системы. Учитывая это обстоятельство, с помощью установления структурных особенностей нижележащих листьев можно составить некоторое представление об оптимальной густоте стояния древостоев.

При поисках оптимальной густоты необходимо обратить внимание и на наличие листьев на нижних ярусах древостоев. Они обычно отсутствуют при чрезмерной густоте, когда световые условия становятся недостаточными для развития листьев. В этом случае имеет место недоразвитие стволов: они вытягиваются, с уменьшением выхода при этом деловой древесины. В таких случаях требуется проведение рубки ухода такой интенсивности, чтобы световые условия под кронами деревьев препятствовали образованию отрастающих ветвей. Последние являются не только потребителями ассимилятов, которые могли бы расходоваться на поперечный рост стволов, но и ухудшают качество деловой древесины. С этой точки зрения формирование отрастающих ветвей можно рассматривать как индикаторный фактор для дальнейшего регулирования густоты древостоя.

После изреживания древостоя сразу улучшаются световые условия кроны, однако общее состояние корней изменяется не сразу. В связи с этим, в соответствии со световыми условиями, функциональная активность листьев не повышается, так как недостаточно мощные корни еще не могут обеспечить их соответствующими метаболитами, минеральными веществами и водой. Поэтому, на первых порах значительная часть листовых ассимилятов направляется к корневой системе и частично используется на поперечный рост ствола.

Таким образом, определением различных показателей водообмена листьев и режима работы устьичного аппарата создается возможность, путем проведения соответствующих рубок, оптимизировать густоту разновозрастных культур на различных возрастных этапах, способствуя тем самым улучшению условий их произрастания.

Վ. Հ. ԿԱԶՄԱՆ, Գ. Ա. ԱՎԱԳՅԱՆ, Վ. Ա. ԴԱՎԹՅԱՆ, Ա. Հ. ՂՈՒՂՅԱՆ

ԿՈՇՈՐԱԲԻՆ ԿԱՂՆԵՐ ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ԶՐԱՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ
ԿԱԽԱԾ ՀԱՍԱԿԻՑ ԵՎ ԿՏՈՒԹՅՈՒՆԻՑ

Հայտնի է, որ անտառածածկի խտությունը մեծ շափով ազդում է ծառի աճի, զարգացման և արտադրողականության վրա: Ենելով այդ համաձանքից առաջին անգամ ուսումնասիրություններ են կատարվել ՀՍՍՀ Նո-

յեմբերյանի շրջանում, որոնց նպատակն է եղել պարզել խտության ազդեցությունը ծառատեսակների շրային ռեժիմի և տերևների կառուցվածքային առանձնահատկությունների վրա:

Որպես ուսումնասիրման օրիեկտ ընտրվել են խոշորառության կազմու 12, 23 և 33 տարեկան ծառեղբ, որոնք աճել են խտության հինգ տարրերակներով՝ ըստ հասակի՝ համապատասխանաբար 1350—8790, 1070—8340 և 850—7320 ժառ 1 հա:

Պարզվել է, որ անտառածածկի խտության մեծացման հետևանքով տերևներում ավելանում է չըրի պարունակությունը: Հստ որում, յուրաքանչյուր հասակում չըրի ազատ ձկի քանակի առավելագույնը նկատվում է միայն որոշակի խտության պայմաններում: Կերպինս 12 տարեկան կովտուրաների համար կազմում է 5370, 22 և 33 տարեկանների համար՝ համապատասխանաբար 3100 և 2070 ժառ 1 հա:

Մառերի խտության մեծացման հետևանքով ընկել է տերևների տրանսպիրացիայի ինտենսիվությունը: Հաստատված է, որ որքան մեծ է եղել ծառերի հասակը, այնքան այդ անկումն սկսվել է համեմատարար ցածր խտություններից, որը պայմանավորված է սաղարթի հզորությամբ և կցվածության մեծացմամբ:

Մառերի թվի ավելացումն ուղեկցվել է նաև հերձանցքների թվի կրծառմամբ և նրանց չափերի ու ճեղքերի բացվածության մեծացմամբ:

Եղրակացություն է արվում այն մասին, որ ՀՍՍՀ նոյեմբերյանի շրջանի պայմաններում խոշորառության կազմու 12, 23 և 33 տարեկան կուտուրաների տերևների նորմալ շրային ռեժիմը ապահովում են այն տարրերակները, որոնք համապատասխանաբար համընկնում են 5370, 3100—5220 և 2070 ժառ/հա խտություններին:

ЛИТЕРАТУРА

1. Молчанов А. А. Лес и климат. М., Изд-во АН СССР, 1961.
2. Белый Г. Д. Биологическое обоснование рубок ухода в молодых культурах дуба левобережной лесостепи УССР. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. н., Л., 1966.
3. Бирюкова З. П., Дворный А. К., Смирнов Н. Т. Тр. Каз. НИИ лесного хозяйства, в. 8, 1973.
4. Яковенко Н. А. Лесомелиорация и защитное лесоразведение в Молдавии, в. 9, 1975.
5. Сказкин Ф. Д., Ловчаниновская Е. И., Миллер М. С., Аникиев В. В. Практикум по физиологии растений. Госиздат «Советская наука». М., 1958.
6. Пильщикова Н. В. В кн.: «Практикум по физиологии растений». гл. III Изд-во Колос. М., 1972.
7. Бондаренко В. Д., Судницын И. И., Тышкевич Г. Л. Водный режим и влагообеспеченность культур дуба. Тр. Кишиневск. с.-х. ин-та им. М. В. Фрунзе, т. 93, 1972.
8. Бондаренко В. Д. Тр. Кишиневского с.-х. ин-та им. М. В. Фрунзе, т. 120, К., 1974.
9. Максимов Н. А. Избр. работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Изд-во АН СССР, т. I, М., 1952.
10. Петинов Н. С. Физиология орошающей пшеницы. Изд-во АН СССР, М., 1959.
11. Петинов Н. С. В сб.: «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью», Изд-во АН СССР, М., 1963.

12. Якушев Б. И., Ермакова О. О. В кн.: «Регулирование роста, развития и питание растений в фитоценозах». Изд-во «Наука и техника», Минск, 1982.
13. Bakke A. L., Erdman Z. A comparative study of stand and solution cultures of Marquis wheat. Amer. J. Bot., v. 10, № 11, 1923.
14. Белый Г. Д. В кн.: «Повышение продуктивности лесов Полесья УССР». Изд-во «Урожай», Киев, 1967.
15. Гусев Н. А. В сб.: «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». Изд-во АН СССР, М., 1963.
16. Петинов Н. С. В сб.: «Биологические основы орошаемого земледелия». Изд-во АН СССР, 1957.
17. Ничипорович А. А. В сб.: «Биологические основы орошаемого земледелия». Изд-во АН СССР, 1957.
18. Кушниренко М. Д. В кн.: «Физиология сельскохозяйственных растений». Изд. Моск. ун-та, т. I, 1968.
19. Колесникова П. Д. Уч. зап. Душанбинского Гос. пед. ин-та, т. 35, 1963.
20. Kjeld L. Transpiration of forest trees in closed stands. Physiol. plantarum, v. 16, № 2, 1963.
21. Шашко Д. И. В сб.: «Биологические основы орошаемого земледелия». Изд-во АН СССР, М., 1957.
22. Клещин А. Ф., Шульгин И. А. В сб.: «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». Изд-во АН СССР, М., 1963.
23. Казарян В. О. Старение высших растений. М., Наука, 1969.
24. Miller E. E. Plant physiology, 2-d ed. Mc Graw. Hill. Book. company. Inc New-York, 1938.
25. Parker I. Effects of variations in the root-leaf ratio on transpiration rate. Plant physiol., v. 24, № 4, 1949.
26. Кушниренко М. Д., Бондарь Е. М. Тр. первой респ. науч. конф. физиологов и биохимиков растений Молдавии. Изд. «Карта Молдовеняскэ», Кишинев, 1964.
27. Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. Гослесбумиздат, М., 1963.
28. Окросцваридзе Т. Д. Анатомическое строение листьев и хвои основных лесообразующих пород Грузии. Изд-во Мецниереба, Тбилиси, 1975.