

Г. С. АВАКЯН, В. А. ДАВТЯН, К. А. ТЕР-ГАЗАРЯН

К ВОПРОСУ О ВЛИЯНИИ РУБОК УХОДА НА ФОТОСИНТЕЗ И ВОДНЫЙ РЕЖИМ БУКА ВОСТОЧНОГО

В ряду многочисленных лесоводственных мероприятий рубки ухода имеют большое значение для создания благоприятного светового режима, микроклимата, регулирования водного и пищевого баланса почвы, управления ростом и развитием древостоев и повышения их продуктивности [1—4].

Рубки ухода приводят прежде всего к активации почти всех физиологических процессов, в частности, усиливается ассимиляционная деятельность листового аппарата насаждений [5—6], улучшается водный режим [7—8] и обмен веществ [3—9] и т. д. Констатируется также ряд положительных морфоструктурных изменений листьев [10—11].

Отмеченная положительная реакция лесных насаждений на рубки ухода обычно объясняется улучшением световых условий, а также изменением отношения массы корней и листьев в пользу первых. При таких обстоятельствах существенно повышается уровень общей жизнедеятельности корней [12—16].

Степень положительной реакции рубки ухода в лесокультурах зависит от применяемого вида рубки и интенсивности изреживания лесокультур. В этом аспекте нами исследовалось влияние рубок ухода на некоторые физиологические показатели бука восточного.

Объект исследования—буковые леса Ноемберянского лесхоза, являющиеся типичными для республики в целом.

Климат территории—умеренно-влажный, лесной. Среднегодовая температура воздуха $+6^{\circ}$, среднегодовое количество осадков 580—600 мм.

Содержание хлорофилла в листьях определялось методом Маккини [17], на СФ—26, интенсивность фотосинтеза—по Чатскому и Славику [18], содержание различных форм воды методом Маринчик [19], интенсивность транспирации—по Иванову, состояние устьиц—по Полаччи [20]. Повторность определений первых четырех показателей—3-кратная, состояния устьиц—50-кратная.

Определение содержания хлорофилла «а» и «б» (табл. 1) в листьях верхних ярусов показало, что наибольшее положительное влияние на синтез хлорофилла оказало прореживание лесокультур.

Увеличение содержания зеленых пигментов в листьях бука восточного указанного варианта осуществлялось, в основном, за счет хлорофилла «а». Количество же хлорофилла «б» мало изменилось.

При проведении прочистки самые высокие показатели обнаружены в случае удаления 75% в варианте прореживания—50, а проходных рубок—при удалении 35% деревьев.

Разница в количестве хлорофилла между деревьями контрольных и крайних вариантов при освещении и прочистках составляла 12,4%, при прореживании—11,2 и в проходных—14,3%. Одновременно повысилось и соотношение хлорофиллов «а» и «б».

Таблица 1

Влияние рубок ухода на содержание хлорофилла в листьях бука
восточного (мг/дм²) — $M \pm m$

Вид рубок ухода	Интенсивность из- реживания, %	Х л о р о ф и л л			
		а	б	а+б	а/б
Прочистка, II прием	Контроль	2,38±0,075	1,00±0,005	3,38±0,070	2,38
	25	2,48±0,140	1,00±0,004	3,48±0,115	2,48
	50	2,43±0,120	0,95±0,010	3,38±0,130	2,55
	75	2,77±0,005	1,03±0,065	3,80±0,130	2,69
Прореживание	Контроль	2,14±0,095	0,90±0,030	3,04±0,095	2,38
	25	2,19±0,006	0,93±0,006	3,12±0,120	2,35
	50	3,30±0,010	1,36±0,035	4,66±0,045	2,43
	75	2,49±0,015	0,89±0,010	3,38±0,005	2,80
Проходные рубки	Контроль	2,08±0,060	0,85±0,030	2,93±0,090	2,44
	25	2,27±0,040	0,89±0,015	3,16±0,025	2,55
	35	2,44±0,060	0,91±0,005	3,35±0,105	2,68

Увеличение количества хлорофилла «а» и его отношения к хлорофиллу «б» свидетельствуют о том, что при рубках ухода у деревьев происходит физиологическая перестройка, выражающаяся в приобретении листьями световой структуры [15]. Аналогичные данные получены и при реконструкции лесных массивов Садахлинского лесхоза Ноемберянского района, когда она проводилась в виде окон и полос [21], а также при исследовании влияния рубок на содержание пигментов в листьях древесных растений [11].

Рубки ухода, снижая сомкнутость крон деревьев, способствуют лучшему прогреванию почвы, которое в оптимальных пределах увеличивает поглощение клетками корней минеральных веществ, в том числе азота, приводящее к усилению синтеза и накоплению хлорофилла в листьях [22].

В литературе отмечается, что рубки ухода, улучшая освещенность культур, условия светового и минерального питания, обуславливают перестройку ассимиляционного аппарата. В результате этого повышается интенсивность фотосинтеза листьев [4, 6]. При этом, изреживание древостоя приводит к тому, что световое насыщение листьев наступает при сравнительно высокой освещенности и одновременно повышается дневная суммарная интенсивность фотосинтеза [23].

Приведенные нами данные также показали, что рубки ухода являются важным мероприятием для усиления ассимиляционной деятельности бука восточного (рис. 1). Причем, повышение энергии фотосинтеза наблюдалось при всех способах рубок. Однако оно зависит и от степени изреживания древостоя. Так, удаление деревьев на 25%, по сравнению с контрольными вариантами, не вызвало статистически достоверного повышения интенсивности фотосинтеза. Более или менее существенное увеличение обнаруживалось начиная с изреживания на 50%, а наибольшее — при удалении 75%. К общему числу деревьев, при прочистке, усиление фотосинтеза соответственно составило 21,9 и 50%, прореживании — 35 и 46,1%, а при проходных рубках — 17%. Следовательно, мы вправе заключить, что повышение интенсивности фотосинтеза листьев бука восточного является результатом изменения целого ряда факторов, среди которых важным является освещенность [2, 4, 8,

24]. Приведенные данные одновременно указывают на тенденцию повышения интенсивности фотосинтеза листьев бука восточного, связанной с постепенным развитием кроны (сопряженным с увеличением возраста), что неоднократно отмечено в литературе [25—27]. При таких условиях увеличивается и толщина листьев, которая также способствует интенсификации фотосинтетической деятельности растений [10].

Одним из важных критериев физиологического состояния деревьев являются показатели водного режима листьев. Проведенные в этом аспекте наши исследования показали, что при всех видах рубок ухода

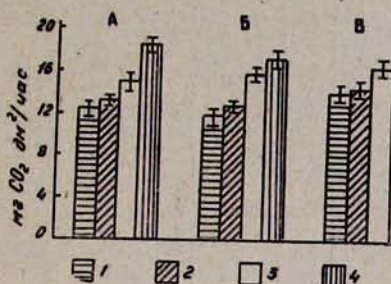


Рис. 1. Влияние рубок ухода на активность фотосинтеза листьев бука восточного: А—осветление; Б—прореживание; В—проходная рубка: 1—контроль; 2—удалено 25%; 3—удалено 50% (при проходных рубках—35%); 4—удалено 75%.

содержание общей и свободной воды почти одинаковое у контрольных растений и у растений, оставшихся после сокращения их числа на 25% (табл. 2). Это означает, что 25% изреживание еще не является пороговым для перестройки водного обмена листьев, т. к. оно очень незначительно влияет на сомкнутость крон деревьев указанных вариантов. В случае удаления 50 и 75% деревьев различия между ними и контрольными вариантами становятся существенными. Аналогичная картина обнаруживается у деревьев после проходной рубки при сокращении их числа на 35%.

Примечательно, что интенсивные рубки приводят к уменьшению содержания общей воды за счет свободной фракции. Одновременно уменьшается отношение свободной формы воды к связанной. Этот показатель, как известно [28, 29], имеет существенное значение для характеристики физиологической активности растений. Что касается связанной воды, то ее содержание увеличивается параллельно усилению интенсивности прочистки и прореживания. После же проходных рубок этот показатель не меняется.

С теоретической точки зрения, влияние рубок ухода на водный режим деревьев можно объяснить изменением микроклиматических факторов (солнечной радиации, силы ветра, температуры воздуха и т. д.), напряженность которых при рубках ухода повышается [1, 30] тем сильнее, чем интенсивнее изреживание.

Далее, с возрастом деревьев содержание воды в листьях уменьшается, что, вероятно, связано с увеличением их высоты и удалением кроны от корневой системы и в связи с этим ксерофитизацией самих листьев [26, 30, 31].

Несмотря на то, что с усилением рубок ухода содержание воды в листьях падает, тем не менее сопоставление данных интенсивности

Влияние рубок ухода на содержание различных форм воды в листьях бука восточного ($M \pm m$)

Вид рубок ухода	Интенсивность изреживания, %	Формы воды, % на сыр. вес			Свободная
		общая	свободная	связанная	связанная
Освещение и прочистка, II прием	Контроль	68,2 $\pm$ 0,2	47,9 $\pm$ 0,7	20,3 $\pm$ 0,6	2,36
	25	66,3 $\pm$ 1,5	45,5 $\pm$ 1,2	20,8 $\pm$ 0,3	2,19
	50	64,1 $\pm$ 0,9	38,3 $\pm$ 0,6	25,8 $\pm$ 0,3	1,48
	75	58,7 $\pm$ 1,4	35,3 $\pm$ 1,0	24,4 $\pm$ 0,5	1,44
Прореживание	Контроль	60,9 $\pm$ 0,6	42,8 $\pm$ 0,8	18,1 $\pm$ 0,7	2,36
	25	59,4 $\pm$ 0,5	41,4 $\pm$ 0,3	18,0 $\pm$ 0,3	2,30
	50	57,5 $\pm$ 0,4	37,2 $\pm$ 1,2	20,3 $\pm$ 0,8	1,83
	75	53,6 $\pm$ 0,9	34,1 $\pm$ 0,1	19,5 $\pm$ 0,8	1,75
Проходные рубки	Контроль	61,5 $\pm$ 1,0	38,2 $\pm$ 1,2	23,3 $\pm$ 0,2	1,64
	25	61,1 $\pm$ 0,2	37,3 $\pm$ 0,3	23,4 $\pm$ 0,4	1,60
	35	53,4 $\pm$ 0,3	30,2 $\pm$ 0,3	23,2 $\pm$ 0,1	1,30

фотосинтеза и содержания различных форм воды показывает, что между ними существует определенная связь. Она выражается в том, что сокращение числа деревьев на 25% в обоих случаях мало влияет на эти показатели, в то время, как дальнейшее сокращение (на 50 и 75%) уже вызывает существенные изменения. В этих условиях, при усилении фотосинтеза в вариантах с рубкой на 50 и 75%, вероятно, продукты ассимиляции CO_2 являются связывающими воду агентами [30], в результате чего у деревьев этих вариантов количество связанной формы возрастает, а соотношение свободной воды к связанной, наоборот, убывает.

В связи с изменением метеорологических условий, в особенности освещения и температуры, существенные изменения наблюдались также в интенсивности транспирации листьев бука восточного (рис. 2). Причем, этот показатель возрастал тем сильнее, чем интенсивнее сокращалось число деревьев на 1 га: на 9,1—42,3%—при осветлении; 9,1—43,8%—прореживании и 8,0—26,9%—при проходной рубке.

Интенсивность транспирации также возрастала от прочистки, прореживания, а также проходных рубок (рис. 2). Здесь, по-видимому, опять-таки играют важную роль следующие обстоятельства: во-первых, уменьшение числа деревьев на 1 га, в силу чего на одно растение приходится больше почвенной влаги [32], во-вторых, увеличение расстояния между корневой системой и кроной, вследствие чего повышается коэффициент ксероморфности [33, 34]. С этой точки зрения, если сравнить средние данные высот деревьев, то выяснится, что при прореживании этот показатель, по сравнению с осветлением, больше в 1,22, а в случае проходной рубки, по сравнению с двумя предыдущими—соответственно в 1,70 и 1,39 раза. Вероятно, такая стимуляция вызывает внутренние изменения в механизме обмена воды, учитывая, что усиление ксерофитизации увеличивает абсорбционную способность клеток листьев [31], в свою очередь активизирующую поглощение и расход влаги.

Изменение условий произрастания развивает у растений адаптивные свойства, в числе которых важным является возникновение ксероморфности листьев и проводящих тканей [26]. При этом, ксерофитизация листьев выражается в их структурных изменениях, как, например,

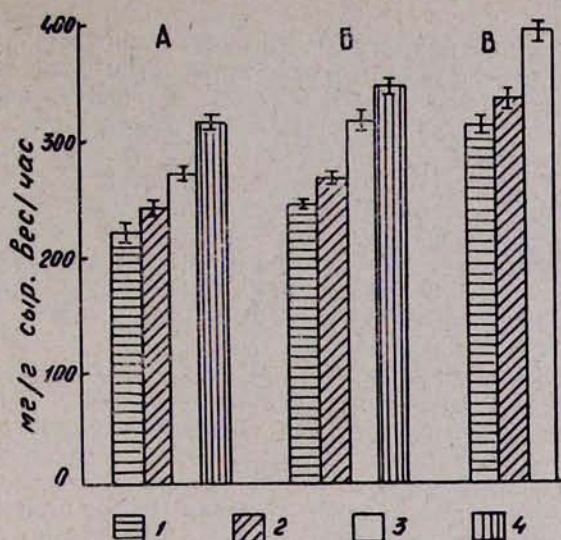


Рис. 2. Интенсивность транспирации листьев бука восточного при рубках ухода. Обозначения как на рис. 1.

в числе и размерах устьиц, степени открытости их просветов и др. [35].

Нами наблюдались определенные морфофизиологические изменения листьев после проведения рубок ухода (табл. 3).

Из данных представленной таблицы видно, что изреживание древостоя приводит к увеличению числа и уменьшению размеров (длина, ширина, поверхность) устьиц. Одновременно суживаются просветы. Однако эти данные носили достоверный характер, в основном, после удаления 50 и 75% деревьев, а рубки на 25% не вызвали существенных сдвигов в указанных показателях (как и в случае содержания общей воды в листьях).

Таблица 3

Влияние рубок ухода на состояние устьичного аппарата листьев бука восточного

Вид рубок ухода	Интенсивность изреживания, %	Число на 1 мм ²	Размеры (M±m)			Открытость просветов, мкм (M±m)
		M±m	длина, мкм	ширина, мкм	S, мкм ²	
Прочистка, II прием	Контроль	288±9	17,5±0,16	11,5±0,28	158,0	4,2±0,15
	25	299±6	17,6±0,27	10,8±0,21	149,2	4,7±0,17
	50	336±11	16,2±0,39	10,1±0,22	128,4	3,5±0,14
	75	386±14	14,9±0,19	8,3±0,24	97,1	3,1±0,11
Прореживание	Контроль	271±9	18,6±0,20	10,5±0,14	153,3	4,1±0,16
	25	285±11	18,4±0,23	10,4±0,14	150,2	4,2±0,17
	50	296±9	17,4±0,23	9,6±0,39	131,1	3,7±0,17
	75	341±11	15,7±0,23	9,1±0,14	99,8	3,0±0,09
Проходные рубки	Контроль	291±10	17,1±0,32	9,6±0,24	128,9	3,8±0,17
	25	306±15	17,4±0,35	9,8±0,22	133,9	3,9±0,18
	35	379±17	16,4±0,27	9,0±0,14	115,9	3,2±0,12

Что касается степени открытия устьичных просветов, значение рубок заключается в том, что они повышают интенсивность света, которая и контролирует этот процесс [36]. При этом, площадь сечения устьиц является фактором регулирования газообмена через них [37]. Наши данные показывают, что именно рубки ухода создали благоприятные условия для работы устьичного аппарата, благодаря чему и повышалась интенсивность фотосинтеза листьев бука восточного (особенно при сокращении числа деревьев на 50 и 75, а также на 35%).

Интерес вызывает тот факт, что после проходных рубок значительно сокращаются размеры устьиц, причем в большей мере за счет их ширины. Следовательно, ксероморфность более выражена у тех листьев, которые дальше расположены от корневой системы.

Таким образом, проведенные исследования показывают, что рубки ухода в буковых лесах являются важным условием для улучшения физиологического состояния деревьев. При этом, создаются такие микроклиматические условия (интенсивность света, температура и относительная влажность воздуха, почвенные условия и т. д.), которые, вызывая морфоструктурные изменения у деревьев, способствуют повышению функциональной активности листового аппарата, более рациональному использованию почвенной влаги и повышению продуктивности древостоя в целом.

Գ. Ս. ԱՎԱԳՅԱՆ, Վ. Ա. ԴԱՎԹՅԱՆ, Կ. Ա. ՏԵՐ-ԳԱԶԱՐՅԱՆ

ԱՐԵՎԵԼՅԱՆ ՀԱՃԱՐԵՆՈՒ ՖՈՏՈՍԻՆԹԵԶԻ ԵՎ ԶՐԱՅԻՆ ՌԵԺԻՄԻ ՎՐԱ ԽՆԱՄՔԻ ՀԱՏՈՒՄՆԵՐԻ ԱԶԻԵՑՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

ՀԱՍՏ Նոյեմբերյանի անտառատնտեսության երիտասարդ գերիխո հաճարկուներում անց են կացվել երկրորդ փուլի մաքրման, նոսրացման և անցողական հատումների: Հատման ինտենսիվությունը առաջին երկու տիպում կազմել է 25, 50 և 75%, վերջինում՝ 25 և 35%:

Պարզվել է, որ հատումները դրականորեն են ազդել տերևներում քլորոֆիլի, հատկապես նրա «a» ձևի, սինթեզի և կուտակման վրա:

Խնամքի հատումները խթանել են տերևների ֆոտոսինթեզը, հատկապես ծառուտի 75% (մաքրում, նոսրացում) և 35% (անցողական հատումներ) նոսրացման ժամանակ:

Ծառուտի խտության կրճատմանը զուգընթաց տերևներում պակասել է ընդհանուր և ազատ ու ավելացել կապված ջրի պարունակությունը: Միաժամանակ խթանվել է տրանսպիրացիայի ինտենսիվությունը: Որպես կանոն ավելացել է նաև հերձանցքների թիվը, իսկ նրանց չափսերն ու ճեղքերի բացվածությունը պակասել են:

Կատարված հետազոտությունների հիման վրա եզրակացություն է արվում այն մասին, որ խնամքի հատումների դեպքում ծառերի ֆիզիոլոգիական վիճակում տեղի ունեցող տեղաշարժերը հանդիսանում են ծառատների միկրոկլիմայի փոփոխման արդյունք, որը բերում է նոր պայմաններում ծառերի հարմարվողական հատկանիշների զարգացմանը:

ЛИТЕРАТУРА

1. Молчанов А. А. Лес и климат. Изд-во АН СССР, М., 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., Харьков, 1966.
3. Расторгуева Е. Я. В сб.: «Общие теоретические проблемы биологической продуктивности». Изд-во Наука, Л., 1969.
4. Карманова Н. В. В сб.: «Общие теоретические проблемы биологической продуктивности», Изд-во Наука, Л., 1969.
5. Белый Г. Д. Тез. докл. третьей науч. конф. аспирантов и молодых ученых УкрНИИЛХА, Харьков, 1963.
6. Пастернак Г. М. Мат. перв. респ. конф. молодых ученых и аспирантов: «Вопросы лесоводства и агролесомелиорации». Киев, 1970.
7. Белый Г. Д. В кн.: «Повышение продуктивности лесов Полесья УССР», Изд-во Урожай, Киев, 1967.
8. Яковенко Н. А. Лесомелиорация и защитное лесоразведение в Молдавии, в. 9, 1975.
9. Пастернак Г. М. Тез докл. 3-й науч. конф. аспирантов и молодых ученых УкрНИИЛХА, Харьков, 1963.
10. Читашвили С. Ш. Изв. высш. уч. завед., «Лесной журнал», № 5, 1966.
11. Чхубианишвили Р. И. Влияние света на формирование и ассимиляционную деятельность фотосинтезирующих систем бука восточного, сформировавшихся в разных ярусах древостоя в условиях выборочного хозяйства. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н., Тбилиси, 1977.
12. Казарян В. О., Давтян В. А. Биол. ж. Армении, т. 19, № 1, 1966.
13. Казарян В. О., Давтян В. А. Биол. ж. Армении, т. 20, № 11, 1967.
14. Любименко В. Н. Тр. по лесному опытному делу в России, в. 13, 1909.
15. Любименко В. Н. Тр. СПб. об-ва естествоисп., 41, в. 1—2, 1910.
16. Максимов Н. А., Лебединцева Е. В., Красносельская-Максимова Т. А. Изв. Глав. бот. сада РСФСР, т. 23, в. 1, 1924.
17. Maskinpey G. J. Biol. Chem., 140, 1, 1941.
18. Чатский И., Славик Б. Biol. plantarum, 2(2), 1960.
19. Сказкин Ф. Д., Ловчиновская Е. И., Миллер М. С., Аникиев В. В. Практикум по физиологии растений. Изд-во Советская наука, М., 1958.
20. Пильщикова Н. В. В кн.: «Практикум по физиологии растений», Колос, М., 1972.
21. Авакян Г. С. Повышение и производительность низкопродуктивных лесов Дебедашенского леспромхоза Армянской ССР и пути их реконструкции. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. н., Ереван, 1970.
22. Лимарь Р. С. Бот. журнал, т. 45, № 5, 1960.
23. Бондаренко В. Д. Лесоводственно-физиологические особенности дуба в лесных культурах Молдавии. Автореф. дис. на соиск. уч. ст. канд. биол. н., Кишинев, 1974.
24. Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якшина А. М. Фотосинтез и дыхание подроста. Изд-во Наука, М., 1970.
25. Полякова Н. И. ДАН СССР, т. 86, № 6, 1954.
26. Казарян В. О. Старение высших растений, Наука, М., 1969.
27. Hellmers N. The quart. rev. of Biol., 33, 3, 1964.
28. Петтинов Н. С. Физиология орошаемой пшеницы. Изд-во АН СССР, М., 1959.
29. Васильева Н. Г. Физиол. раст., т. 2, в. 3, 1955.
30. Кушниренко М. Д. Физиологические особенности возрастной изменчивости кроны плодового дерева. Изд-во «Штиница» АН МССР, Кишинев, 1962.

31. Казарян В. О. Изв. АН АрмССР, сер. биол., т. 10, в. 4, 1957.
32. Шинкаренко И. Б., Кравцова П. С., Журова П. Г. «Лесоводство и агролесомелиорация», в. 36, «Лесоведение», «Урожай», Киев, 1974.
33. Паланджян В. А., Тер-Абрамян Б. М. Изв. АН АрмССР, т. 14, № 2, 1962.
34. Паланджян В. А., Тер-Абрамян Б. М. Тр. Ин-та ботаники АН АрмССР, т. 18, 1972.
35. Кушниренко М. Д., Бондарь Е. М. Тр. первой респуб. науч. конф. физиологов и биохимиков растений Молдавии. Изд. «Карта Молдовеняскэ», Кишинев, 1964.
36. Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. Гослесбумиздат, М., 1963.
37. Кахнович Л. В. ДАН БССР, т. 7, № 1, 1963.