

Г. А. Дарбинян

Роль деятельности устьиц в развитии однолетних растений

Устьица, механизм открывания и закрывания их описаны во всех учебниках анатомии и физиологии растений. Значительное число исследований посвящено вопросам влияния различных факторов на движение устьиц и их роли в отдельных функциях листа [1—5]. Однако, несмотря на это, следует отметить, что мнения исследователей о роли и деятельности устьиц не во всех случаях совпадают; вообще, нам кажется, что роль устьиц в жизнедеятельности растений в должной мере не оценивается.

Такое положение вещей в основном является следствием того, что названные вопросы не изучаются в течение онтогенеза: как в связи с жизнедеятельностью растений в целом, так и, в частности, в связи с процессами их развития. Серьезным недостатком в изучении роли устьиц следует считать и то, что не уделяется должного внимания изучению устьиц в ночной период.

Устьица являются теми основными, если не сказать единственными, приспособлениями, посредством которых внутренняя и внешняя атмосфера листа соприкасаются и сообщаются между собою, без чего нормальное осуществление фотосинтеза и кислородного обмена, существование не только листа, но и растения в целом окажется невозможным. Столь же парадоксальным фактом является и то, что в континентальных условиях, без способности устьиц к закрыванию, растениям угрожала бы неминуемая гибель из-за чрезмерной потери воды [5, 7].

Далее, следует сказать, что фотосинтез не является только источником первичных пластических веществ, этот процесс одновременно является источником внутреннего свободного кислорода, наличие или отсутствие которого не может не влиять на режим аэрации внутренних тканей и, следовательно, на характер реакций метаболизма веществ. А ведь процессы фотосинтеза находятся в тесной зависимости от состояния устьиц, следовательно, деятельность последних и этим путем может влиять на растения.

Таким образом, можно сказать, что все функции листа находятся в тесной зависимости от деятельности устьиц и что они играют большую роль в жизни этого органа, а также посредством последнего в жизнедеятельности всего растения.

Но поскольку в листе одновременно протекают противоположные функции, то разумеется, что роль устьиц также одновременно

не может быть положительной или отрицательной во всех этих функциях. Смотря по условиям, в зависимости от возраста листа и степени развития растения, положительная роль устьиц выступает на первый план то по линии фотосинтеза, то по свободному кислородному обмену, то по водному режиму и т. д. Причем положительная роль их по одной линии обычно влечет за собой временную отрицательную роль по другой линии. И это логично, — приспособления никогда не бывают совершенными, конечными и абсолютными: устьица не могут одновременно играть положительную или отрицательную роль во всех функциях листа.

Поскольку состояние устьиц, смотря по условиям, влияет на функции листа положительно или отрицательно, то мы вправе признать, что устьица посредством названного органа и его функции должны, в конечном итоге, влиять на жизнедеятельность всего растения, в том числе и на характер обмена веществ, следовательно, и на развитие, ибо характер процессов развития и их изменения связаны с характером обмена веществ [8, 9].

Методы исследования

Нами изучено около 25 видов и сортов культурных и дикорастущих растений: клеверина, подсолнечник, шпинат, салат, кунжут позднеспелый, кунжут ультраскороспелый, кукуруза кремнистая, кукуруза зубовидная, пшеница эринацеум, соя, ляллеманце иберика, ляллеманце пельтата, хризантема, перилла, хлопчатники сорта № 246, № 1298 и А06, козские бобы, шамбала, рис позднеспелый, просо, лен долгунец, томат, базилика обыкновенная и другие.

Опыты проведены на Араратской равнине, в полевых условиях (близ города Еревана), на грядках величиной в 2—3 кв. м в двух повторностях. Состояние устьиц определялось в течение всего вегетационного периода — в день три раза: в утренние (7—9), полуденные (12—14) и вечерние (18—20) часы.

Состояние устьиц определялось у пяти и более экземпляров подопытных растений каждого варианта, отдельно у листьев нижних, средних и верхних узлов.

Все опыты проводились на фоне различной влажности почвы: с самого начала и до конца опытов влажность почвы колебалась: в первом варианте в пределах 55—67, во втором от 35 до 45 и в третьем от 25 до 29 процентов от полной влагоемкости ее [10].

Состояние устьиц определялось методом инфильтрации, который вполне пригоден для массовых и для сравнительных опытов; быстрота инфильтрации выражена в секундах*.

* Это очень трудная задача при массовых исследованиях, поэтому наши данные мы не считаем абсолютно точными, но, тем не менее, они дают четкую картину тех различий, которые существуют между разными группами растений.

После предварительных проверочных опытов более целесообразным считали в качестве инфильтрата использовать ксилол. Указание о том, что ксилол проникает почти через совсем закрытые щели устьиц [12], по нашим наблюдениям, не соответствует действительности. Основные опыты проведены в 1946—1947 гг., отдельные вопросы изучены также в 1945 и 1948 годах.

Объем настоящей статьи не позволяет представить данные, относящиеся ко всем подопытным растениям (около 25 таблиц), поэтому приводятся данные, относящиеся к отдельным представителям разных групп растений.

Деятельность устьиц в онтогенезе растений в связи с их развитием

У изученных нами растений замечаются некоторые общие черты. На ранних фазах развития устьица открываются сравнительно на короткий срок: в это время слабо выражается также степень их открытости. В дальнейшем, при переходе к цветению и во время цветения и формирования семян, сроки и степень открытия увеличиваются. Эти изменения, несомненно, улучшают аэрацию внутренних тканей и тем самым улучшают свободный кислородный обмен, что, по видимому, влияет на соотношение оксидо-редукционных процессов в сторону увеличения удельного веса первых (диссимиляция).

Интересно отметить, что параллельно с указанными изменениями в деятельности устьиц осмотическое давление клеточного сока клеток эпидермиса падает (до 30%), а активность окислительных ферментов (пероксидаза, каталаза) у большинства изученных растений повышается (до 25, 50 процентов, а у пероксидазы даже больше).

Следует отметить еще, что чем быстрее совершаются все упомянутые изменения, тем быстрее растения развиваются и зацветают.

Влияние специфичности деятельности устьиц на развитие растений

В пределах названных общих свойств, отдельные группы изученных нами растений резко отличаются друг от друга и характеризуются специфическими чертами.

Растения первой группы. Растения ляллемансии (*L. iberica*), шпината, конских бобов, льняницы сорта эрианацеум и другие в условиях наших опытов* характеризовались тем, что устьица их с раннего утра широко открывались и оставались открытыми до позднего вечера. В полуденные часы они не закрывались. Устьица этих растений в течение всего дня оставались открытыми как при 55—67, так и при 35—45 и 25—29 процентах влажности почвы от полной

* Когда названные варианты влажности почвы создаются с начала опыта и сохраняются до конца его.

влагосмкости (таблица 1). В условиях последнего варианта намечалось только слабое сужение щелей их после полуденных часов, что, по нашему, не может являться причиной заметных различий в жизнедеятельности растений.

Из сказанного видно, что у растений этой группы, независимо от примененных вариантов влажности почвы, закрывание устьиц, как фактор, снижающий степень аэрации внутренних тканей, и прекращения источника внутреннего свободного кислорода (фотосинтез) в дневные часы, не проявляется.

Далее, из упомянутых выше наших опытов выяснилось, что активность пероксидазы и каталазы у представителей этой группы быстрее других достигает своего максимума. Так, например, при одновременном посеве активность каталазы и пероксидазы доходила до максимума: у ляллеманде (I группа) через 43 и 33 дня, а у клецевины (II группа) через 54 дня; первые зацвели через 33, а вторые — через 55 дней.

Таблица 1

Состояние устьиц у листьев шпината в течение дня и онтогенеза на фоне различной влажности почвы (скорость инфильтрации в секундах. Инт. — интактивная инфильтрация)

Дата наблюдений	Ярусы	I вариант (55—67% влажн.)			II вариант (35—45% влажн.)			III вариант (25—29% влажн.)		
		утренние часы	полуден. часы	вечерние часы	утренние часы	полуден. часы	вечерние часы	утренние часы	полуден. часы	вечерние часы
24-VI	Нижв.	—	0,4	—	—	0,4	—	—	—	—
	Средн.	—	1,4	—	—	0,4	—	—	—	—
	Верхи.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9-VII	Нижн.	инт.	инт.	0,1	инт.	инт.	0,4	инт.	инт.	0,4
	Средн.	инт.	инт.	0,4	инт.	инт.	0,4	инт.	инт.	0,4
	Верхи.	инт.	инт.	0,4	инт.	инт.	0,4	инт.	инт.	0,4
14-VII	Нижн.	инт.	инт.	0,4	инт.	инт.	0,4	0,7	0,7	1,8
	Средн.	инт.	инт.	0,4	инт.	инт.	0,4	0,7	0,7	1,8
	Верхи.	инт.	инт.	0,4	инт.	инт.	0,4	0,7	0,7	1,8
23-VII	Нижн.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	—	0,4
	Средн.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	—	0,4
	Верхи.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	—	0,4
30-VII	Нижн.	инт.	инт.	—	инт.	инт.	—	инт.	0,7	—
	Средн.	инт.	инт.	—	инт.	инт.	—	инт.	0,7	—
	Верхи.	инт.	инт.	—	инт.	инт.	—	инт.	0,7	—
5-VIII	Нижн.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	0,9	0,4	0,4
	Средн.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	0,9	0,4	0,4
	Верхи.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	0,4	0,9	0,4	0,4
16-VIII	Нижн.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	—	инт.	0,4	—
	Средн.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	—	инт.	инт.	—
	Верхи.	инт.	инт.	инт.	инт.	инт.	—	инт.	0,7	—
24-VIII	Нижн.	инт.	инт.	—	инт.	—	—	инт.	—	—
	Средн.	инт.	инт.	—	инт.	—	—	инт.	—	—
	Верхи.	инт.	инт.	—	инт.	—	—	инт.	—	—

Такое поведение устьиц и быстрое возрастание активности названных ферментов свидетельствуют о том, что аэрация внутренних тканей этих растений находится на высоком уровне как в течение дня, так и в онтогенезе. Это обстоятельство обуславливает сравнительно более аэробный характер обмена веществ у этих растений, к которым и приспособлены процессы их развития [10].

Растения этой группы отличаются засухоустойчивостью [10], благодаря этому они мало пользуются структурными приспособлениями регулирования водного режима, в том числе и закрыванием устьиц. По этим причинам, свойственная им и нормальная для развития их высокая степень аэрации и аэробный характер обмена веществ не нарушились в пределах довольно широких колебаний водного режима и водного дефицита. Благодаря этому во всех вариантах влажности почвы они развивались быстрыми темпами и дошли до полного цветения одновременно (табл. 2).

Таблица 2

Темпы развития растений первой группы (до полного цветения)

Растения	I вариант (55—67% влажности)		II вариант (35—45% влажности)		III вариант (25—29% влажности)	
	количество воды в литрах на 1 кв. м до полного цветения	от посева до полного цветения в днях	количество воды в литрах на 1 кв. м до полного цветения	от посева до полного цветения в днях	количество воды в литрах на 1 кв. м до полного цветения	от посева до полного цветения в днях
Шпинат	300	36	85	36	54	39
Ляллеманце	250	31	104	32	52	32
Конские бобы	200	29	80	29	25	30

В доказательство наших выводов считаем необходимым остановиться еще на одном вопросе. Из вышеизложенных положений, а также из другой нашей работы [10] следует, что дневной комплекс факторов среды (обеспечивающий открывание устьиц и фотосинтез) является благоприятным условием для сравнительно более аэробного обмена, а ночной комплекс факторов, наоборот, способствует усилению анаэробных реакции обмена веществ. Исходя из этого мы вправе ожидать, что длинные ночные периоды будут отражаться на развитии растений этой группы отрицательно, а непрерывный свет и длинные фотопериоды, наоборот, должны ускорять темпы развития их. На самом деле это так и есть. Большинство растений этой группы относится к типу длиннодневных растений. Некоторые из них (конские бобы) являются нейтральнодневными растениями. Это последнее обстоятельство не противоречит нашим выводам, об этих растениях будет сказано в другой статье.

Таблица 3

Состояние устьиц у листьев базилики в течение дни и ночи в разную влажность почвы (скорость инфльтрации в секундах. Инт.—интенсивная фильтрация)

Дата наблюдения	Ярус	I вариант (55—67% влажности)			II вариант (35—45% влажности)			III вариант (25—29% влажности)		
		утренние часы	полуденные часы	вечерние часы	утренние часы	полуденные часы	вечерние часы	утренние часы	полуденные часы	вечерние часы
21.VI	Нижн.	—	0	—	—	0	—	—	0	—
	Средн. Верхн.	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8.VII	Нижн.	0,9	инт.	0	0	3,5	—	0	0	—
	Средн. Верхн.	0,9 0	0,7 0	0—1,6 0	0 0	— 0	— —	0 0	0 0	— —
11.VII	Нижн.	инт.—0,6	инт.	+—+—*	1,6	0	0	0	0	0
	Средн. Верхн.	инт.—0,6 0	инт. 0	+—+— 0	2,5 0	1,6 0	0 0	— 0	0 0	0 0
23.VII	Нижн.	0—3—2	0	—	0—3,2	—	0	+—+—	—	0
	Средн. Верхн.	инт. 2,5	инт. 0—2	1,6 0—1,6	4,1 0—1,9	3,5 0—3,9	0 0	+—+— +—+—	— —	0 0
5.VIII	Нижн.	инт.	инт.	2,0	0,6	0	0	0,9	инт.—0,3	0
	Средн. Верхн.	инт. 0—2	инт. —	0 0	0,6 0—2,5	0 0	0 0	0,9 0—1,9	инт.—0,3 инт.—0,3	0 0
10.VIII	Нижн.	инт.	инт.	1,6	2,0	инт.—0,6	—	1,1	3,7	—
	Средн. Верхн.	инт. 1,8	инт. 0,6 —	1,6 2,0	2,0 2,0	инт.—0,6 0—2	— —	1,8 1,8	3,7 3,7	— —
16.IX	Нижн.	2,6	инт.—0,6	—	0—1,6	0—0,3	—	0	3	—
	Средн. Верхн.	2,6 2,6	инт.—0,6 инт.—0,6	— —	0—1,6 0	0—0,3 0—0,3	— —	0 0	3 3	— —

* +—+— — неопределенная, пестрая картина.

Растения второй группы. Клещевина, базилика обыкновенная, салат, хлопчатник сорта А06 и другие позднеспелые сорта хлопчатника, некоторые сорта кунжута (Алибайрамлинский) и другие растения выделяются в особую группу. Устьица этих растений при оптимальной влажности почвы (55—67%) функционируют почти так же как устьица растений первой группы: в соответствии с этим они в упомянутых условиях влажности развиваются быстрыми темпами и рано доходят до цветения. Это означает, что растения этой группы, подобно растениям первой группы, являются сравнительно более аэробными организмами и характеризуются более аэробным обменом веществ, к чему приспособлены также и процессы их развития. Однако по сравнению с растениями первой группы они менее засухоустойчивы [10], протопласт этих растений не способен нормально функционировать при высоком водном дефиците. По этим причинам в отличие от первой группы, в неблагоприятных условиях водного режима они в довольно значительной мере прибегают к регулированию водного режима при помощи структурных приспособлений, в том числе к закрыванию устьиц. На самом деле, по мере ухудшения водного режима и повышения дефицита воды щели устьиц суживаются, а потом закрываются. В подобных условиях водного режима они в течение дня или вовсе не открываются или же открываются на короткий срок (таблица 3).

На основании вышеизложенных положений и данных, мы считаем, что при отмеченных обстоятельствах аэрация внутренних тканей у растений названных вариантов ухудшается, и нормальный для развития этих растений сравнительно более аэробный обмен веществ принимает неблагоприятный, сравнительно более анаэробный характер, в соответствии с чем они развиваются медленно, а в некоторых случаях даже не зацветают (таблица 4).

Таблица 4

Темпы развития растений второй группы (до полного цветения)

Растения	I вариант (55—67% влажности)		II вариант (35—45% влажности)		III вариант (25—29% влажности)	
	колич. воды в литрах на 1 кв. м до полного цветения	от посева до полного цветения в днях	колич. воды в литрах на 1 кв. м до полного цветения	от посева до полного цветения в днях	колич. воды в литрах на 1 кв. м до полного цветения	от посева до полного цветения в днях
Базилика . . .	450	47	252	85	145	94
Клещевина . . .	—	53	—	94	—	*
Салат . . .	450	48	271	77	217	101
Кунжут . . .	450	50	294	68	210	86

* Не дошла до полного цветения.

Состояние устьев у листвен хризантемы в течение дня и онтогенеза, на фоне различной влажности почвы (скорость инфльтрации в секундах. Инт.—интенсивная инфльтрация)

Дата наблюдения	Ярусы	I вариант (55—67% влажности)			II вариант (35—45% влажности)			III вариант (25—29% влажности)		
		утренние часы	полуденные часы	вечерние часы	утренние часы	полуденные часы	вечерние часы	утренние часы	полуденные часы	вечерние часы
3.VI	Нижн.	0	0	0—1,2	0	—	—	—	—	—
	Средн.	0	0,9	0	—	—	—	—	—	—
	Верхн.	0	0	—	—	—	—	—	—	—
13.VI	Нижн.	0	—	0	0	—	—	—	—	—
	Средн.	0	—	0—2,5	0	—	—	—	—	—
	Верхн.	0	—	0	0	—	—	—	—	—
8.VII	Нижн.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Средн.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Верхн.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23.VII	Нижн.	0,7	инт.	3,5	0—3,2	0	2,4	0	0	0
	Средн.	0,7	инт.	3,5	1,8	3,9	2,4	0	0	0
	Верхн.	0	0	0	0—4,9	0	2,1	0	0	0
5.VIII	Нижн.	инт.—1,2	1,3	0,4	2,7	0—3,9	0	0	0	0
	Средн.	инт.—1,6	1,3	инт.	2,2	0,4	3,3	0	0	0
	Верхн.	0—2,9	0	0	0	0	0	0	0	0
24.VIII	Нижн.	0,6	—	0	—	—	—	—	—	—
	Средн.	инт.	—	0—3,2	—	—	—	0—3,9	—	—
	Верхн.	0	—	0	—	—	—	0	—	—
16.IX	Нижн.	0,6	инт.	инт.	0	0	0	0	0	0
	Средн.	0,4	инт.	инт.	0—1,2	0—1,6	0—2	0	0	0—1,2
	Верхн.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9.X	Нижн.	0,4	1,8	2	0	0	0	0	0	0
	Средн.	0,1	0,4	2	0—1,6	0	0	0—2,5	0—1,6	0—1,6
	Верхн.	0,6	0—3,2	0—3,2	0	0	0	0	0	—
17.X	Нижн.	—	0,9	—	8	—	—	3,2	—	—
	Средн.	—	0,9	—	3	—	—	3,2	—	—
	Верхн.	—	0,9	—	3	—	—	3,2	—	—

Растения третьей группы. Соя (короткодневная), перилла, хризантема, иначе говоря, типичные короткодневные растения составляют особую группу.

В период до цветения, даже при 55—67% влажности почвы, устьица этих растений по утрам открываются поздно; степень открытия у них низка, а по вечерам закрываются раньше, чем у всех остальных растений. При более низкой влажности почвы они закрываются и остаются закрытыми в течение всего дня. У листьев верхних ярусов (4—6) стебля хризантемы устьица до цветения почти вовсе не открываются. Таким образом, в период до цветения у этих растений намечается определенная тенденция: открывать устьица по мере возможности в меньшей степени и в течение коротких сроков (таблица 5).

Интересно отметить, что сокращение продолжительности и степени открытия устьиц при неблагоприятном водном режиме не отражается на темпах развития этих растений. Они во всех вариантах влажности почвы зацвели почти одновременно (таблица 6).

Таблица 6

Темпы развития растений третьей группы (до полного цветения)

Растения	I вариант (55—67% влажности)		II вариант (35—45% влажности)		III вариант (25—29% влажности)	
	колич. воды в литрах на 1 кв. метр до полного цветения	от посева до полного цветения в днях	колич. воды в литрах на 1 кв. метр до полного цветения	от посева до полного цветения в днях	колич. воды в литрах на 21 кв. м до полного цветения	от посева до полного цветения в днях
Хризантема	993	93	197	101	136	101
Перилла	939	94	260	96	170	101
С о я	578	68	250	68	107	70

На основании вышесказанных положений и приведенных данных мы признаем, что степень аэрации внутренних тканей и окислительный потенциал растений этой группы в период до цветения находится на сравнительно низком уровне. Иначе говоря, в этот период они являются сравнительно более анаэробными организмами — имеют сравнительно более анаэробный тип обмена веществ, к чему и приспособлены их процессы развития до цветения. Именно поэтому закрывание устьиц, прекращение источника внутреннего свободного кислорода даже на долгое время и последствия этого обстоятельства не влияют отрицательно на процессы их развития до цветения.

Причины подобного приспособления, повидимому, кроются в том, что, с одной стороны, коллоиды плазмы этих растений менее засухоустойчивы и их водоудерживающая сила, вероятно, выражена

слабо, с другой стороны, они весьма чувствительны к степени влажности тканей, их нормальное функционирование требует высокого содержания влаги в тканях. И, действительно, даже при 25—29% влажности почвы водный дефицит в листьях этих растений, по сравнению с другими, выражается малыми цифрами. Подобный дефицит растения предыдущих групп имели даже при весьма благоприятной влажности почвы. Например, у растения шамбалы, льна и кунжута (раст. II группы) в первом варианте влажности почвы 17.VI водный дефицит соответственно составлял 18, 16, 14 процентов, а у сои (растения III группы) в третьем варианте всего 12 процентов. В условиях первого варианта 9.VIII дефицит воды в листьях льна и кунжута выражался в 17,7 и 20, а у периллы и сои в третьем варианте в 20 и 15 процентах.

При подобном положении вещей они могли бы держать содержание воды в тканях на высоком уровне и существовать лишь благодаря структурным приспособлениям регулирования водного режима, особенно закрыванием устьиц, что, как было указано, особенно сильно выражено у этих растений. Этот тип приспособления обуславливает возникновение сравнительно более анаэробного характера обмена веществ, и процессы развития этих растений не могли бы осуществляться, если бы они в течение филогенеза не были бы приспособлены именно к подобному типу обмена. Выше было сказано, что ночной комплекс факторов среды является сравнительно более благоприятным для такого обмена веществ. Если это так, то разумеется, что длинные фотопериоды будут задерживать, а длинные ночные периоды, наоборот, способствовать развитию этих растений, вернее, прохождению второй стадии развития. На самом деле это так и есть: принадлежащие к этой группе растения являются короткодневными. Приспосабливаясь к подобному типу обмена, понятно, что закрывание устьиц и прекращение источника внутреннего свободного кислорода даже на долгое время не может существенно изменить темпы процессов развития и потому, как указано выше, они в наших опытах при всех вариантах влажности почвы развивались одинаковыми темпами и зацветали почти одновременно.

В период после цветения происходит резкая перемена — устьица листьев всех ярусов на долгое время широко открываются. У хризантемы в этот период они не закрывались даже в 10 часов вечера. Неблагоприятная влажность почвы в этот период также отрицательно влияет на развитие. Причем в это время сильно понижается также активность окислительных ферментов. Следовательно, мы считаем, что в период после цветения растения этой группы приобретают более аэробный тип обмена веществ, к которому приспособлены процессы развития их после цветения.

Многие растения не вошли ни в одну из указанных групп. Они занимали как бы среднее положение между этими группами.

Подобная группировка растений, конечно, не говорит о постоянстве этого деления, наоборот, растения этих групп изменяются и переходят из одной группы в другую [11].

Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР

Поступило 24 XII 1952 г.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Максимов Н. А. Физиологические основы засухоустойчивости растений, 1926.
2. Любименко Н. В. Биология растений, 1924.
3. Алексеев А. М. Водный режим растения и влияние на него засухи. Тат. Гос. изд., 1948.
4. Бриллиант В. Г. Фотосинтез, как процесс жизнедеятельности растения. Изд. АН СССР, 1949.
5. Крафтс А., Карриер Х., Стокинг. Вода и ее значение в жизни растений. Изд. иностр. лит., 1951.
6. Тимирязев К. А. Борьба растений с засухой, т. 3, изд. 1937.
7. Дарбинян Г. А. Сборник научн. трудов Ереванского гос. университета им. В. М. Молотова (на арм. яз.), т. XXII, 1951.
8. Лысенко Т. Д. Агробиология, 1948.
9. Авакян А. А. Журн. Агробиология, 6, 1948 и 2, 1950.
10. Дарбинян Г. А. Известия АН Арм. ССР (биол. и сельхоз. науки), т. IV, 10, 1951.
11. Дарбинян Г. А. и Хлгатян А. X. Известия АН Арм. ССР (биол. и сельхоз. науки), т. III, 6, 1950.
12. Иванов Н. И. Методы физиологии и биохимии растений, 1946.

Դ. Լ. Դարբինյան

ՀԵՐՁԱՆՑՔԵՐԻ ԳՈՐԾՈՒՆԵՌՈՒԹՅԱՆ ԴԵՐԸ ՄԻԱՄՅԱ ԳԱՐՆԱՆԱՅԱՆ
ԲՈՒՅՍԵՐԻ ԶԱՐԳԱՑՄԱՆ ՊՐՈՑԵՍՆԵՐՈՒՄ

Ա. Ի. Փ. Ո. Փ. Ո. Ի. Մ

Փորձերը գրվել են գաշտային պայմաններում: *Սևուցնասիրվել* են բույսերի շուրջ 25 տեսակներ և սորաեր: Հերձանցքերի գործունեությունը սևուցնասիրվել է հողի խոնավության աարբեր առաժճանների ֆոնի վրա (հողի յրիվ խոնավունակության 25—29, 35—45 և 55—65 անկոս):

Սևուցնասիրված բույսերի մաս հանդես եկան որոշ ընդհանուր պծեր: Սակայն այդ ընդհանուր հատկությունների սահմաններում բույսերի աարբեր խմբերը հանդես բերին որոշակի յուրահատկություններ:

Եույսերի առաջին խումբ: Մեր փորձերի պայմաններում այս խմբի բույսերի հերձանցքերի բացման աստիճանը և բաց մնալու տևողությունը մեծ է, ինչպես օրվա, այնպես էլ օնաողևնեղի ընթացքում (այդ. 1): Հերձանցքերի այդօրինակ գործունեությունը պայմանավորում է ներքին հյուս-

¹ Հողի խոնավության այս աստիճանները սահմանվել են փորձերի սկզբից և պահպանվել են մինչև վերջը:

վածքների անբացփայլի բարձր աստիճան և նյութափոխանակության համեմատաբար ավելի անբար արիւղ, որին և հարմարված է այս բույսերի զարգացումը:

Լինելով համեմատաբար չորադիմացկուն բույսեր, նրանք կարողանում են իրենց հերձանցքերի նշված զործունեության և նյութափոխանակության տիպը պահպանել և հետևաբար հավասար տեմպով զարգանալ հողի խոնավության տատանման բավական լայն սահմաններում (ադ. 2):

Բույսերի երկրորդ խումբ: Այս բույսերը նյութափոխանակության բնույթով նման են նախորդներին. սակայն ի տարբերություն վերջիններից, նրանց հյուսվածքներին ջուր պահելու կարողությունը խույզ է, այդ պատճառով անբարենպաստ խոնավության պայմաններում նրանք դիմում են խոնավության սեփեմը կարգավորելու սարուկաուրային հարմարանքներին, այդ թվում հերձանցքերը փակելուն (ադ. 3): Դրա հետևանքով բարենպաստ խոնավության պայմաններում նրանք զարգանում են արագ և բարենաջող: Այդ փակուտի անբարենպաստ պայմաններում, հերձանցքերի փակվելու և թթվածնի ներքին աղբյուրի (ֆոտոսինթեզի) բացակայության հետևանքով, բույսերի ներքին հյուսվածքների անբացփայլի խախտվում է և նյութափոխանակության համեմատաբար ավելի անբար և այս օրգանիզմների զարգացման համար նորմալ տիպը փոխվում, բնդունում է համեմատաբար ավելի անախոր արիւղ, որին համապատասխան զարգացումը ճնշվում, կամ խիստ դանդաղում է (ադ. 4):

Բույսերի երրորդ խումբ: Ինչև ծագելը այս բույսերի մոտ նկատվում է, անկախ հողի խոնավության աստիճանից, քստ հնարավորության հերձանցքերը փակ պահելու աննպենց (ադ. 5): Հարմարվածության այս ուղղությունը պայմանավորել է նյութափոխանակության համեմատաբար ավելի անախոր արիւղի ստացում, որին և հարմարված է այս բույսերի զարգացումը մինչև նրանց ծագելը: Հերձանցքերի այդ յուրահատուկ զործունեության շնորհիվ նյութափոխանակության նշված տիպը պահպանվում է ինչպես անբարենպաստ, այնպես էլ բարենպաստ խոնավության պայմաններում, այդ պատճառով մեր փորձերի բոլոր փորձաներում բույսերը զարգացել են հավասար տեմպով (ադ. 6):

Եր պայմանների համար անտեսական տեսակետից առանձնապես արժեքավոր են ստաջին խմբի բույսերի հակությունները: Սելեկցիոն աշխատանքի ժամանակ հատուկ ուշադրություն պետք է դարձնել նաև սարուկաուրային հատկանիշներին: Ագրոտեխնիկան ավելի ուղիղնայ դարձնելու համար նախօրոք պետք է որոշել բույսերի տիպական ստանձնահատկությունները:

Հերձանցքերի զործունեության ուսումնասիրության միջոցով կարելի է նախօրոք մտափոր կերպով որոշել բույսերի վաղահասությունը և ուշահասությունը, նրանց հիշյալ խմբերից որ մեկին պատկանելը: