В. О. КАЗАРЯН

О ВЗАИМОУСЛОВЛЕННОСТИ И ПРОТИВОРЕЧИВОСТИ РОСТА
И ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ РАСТЕНИЙ

Согласно теории циклического старения и омоложения Н. П. Кренке [8], онтогенетическое изменение величины годового прироста растений выражается возрастной кривой. Как общая тенденция, начиная с первых фаз развития данного индивидуума, эта величина прогрессивно нарастает до наступления характерного для данного вида возрастного оптимума. После этого периода постепенно ослабляется энергия роста и уменьшается годовой прирост. Усиление вегетативного роста в ранней фазе развития обусловлено не только онтогенетической их молодостью, но и тем, что, во-первых, в таком небольшом по вегетативной мощности организме передвижение и обмен веществ осуществляется энергичнее и, во-вторых, в связи с меньшей требовательностью к жизненным пространствам и факторам внешней среды растению сравнительно лучше обеспечиваются разнообразные для его роста требования (влажность, минеральные вещества, углекислый газ, свет и др.). В дальнейших периодах онтогенеза наблюдается еще большее усиление энергии роста в связи с увеличением общей массы как листьев, так и органов минерального питания — корневой системы. Однако с наступлением оптимальных размеров для данного вида древесного растения постепенно ухудшаются внутренние условия роста и развития. Процесс роста в дальнейшем вступает как один из главных факторов ослабления обмена веществ, роста и усиления старения.

Среди разнообразных жизненных форм растений в этом отношении значительно отличаются деревья, по сравнению с кустарниками и травами. Если у двух последних групп основным фактором, определяющим общую их вегетативную мощность является скорость наступления генеративного развития, то у древесных форм регулярное наступление генеративной фазы развития не приводит к непосредственному исключению нарастания общей массы растений, хотя значительно подавляется рост растений. Прежде всего, как общая биологическая особенность, у деревьев цветущие и плодущие побеги не отмирают. Наряду с плодоношением они сохраняют способность энергичного роста и увеличения в размерах. Далее, вместе с цветущими и плодущими побегами у этой группы растений ежегодно появляются многочисленные вегетирующие побеги, которые в годы образования усиленно растут, достигая значительных размеров. При этом такие побеги формируются от боковых почек всех ярусов, независимо от стадийной их разнокачественности, лишь с той разницей, что число таковых гораздо больше на нижних ярусах растений. В силу

этих особенностей древесные формы длительное время сохраняют способность к увеличению вегетативной мощности до тех пор, пока ухудшаются как внутренние, так и внешние ограничивающие рост условия. Такими внутренними тормозящими рост растений факторами, наступающими в результате энергичного роста и увеличения общего размера являются:

1. Постепенное уменьшение общей массы листьев по сравнению с остальными органами и частями. Продуктивность растений в отношении как формирования урожая, так и накопления растительной массы в основном связана с величиной фотосинтетической поверхности. Среди существующих жизненных форм в этом отношении филогенетически более продвинутыми являются однолетники, у которых сравнительно лучше развита зеленая листовая ткань. У древесных же форм имеется огромная масса древесины, которая увеличивается из года в год в объеме и по весу, в сотни и тысячу раз превышая фотопродуктивный листовой аппарат. Так, например, по данным А. Н. Тюрина, И. М. Науменко и П. В. Воропаева [21], весь ствол (не считая огромной массы крупных ветвей, побегов и корней) мощного дерева дуба составляет около 25 тонн, а сосны — около 5 тонн. Понятно, что по сравнению с такими крупными цифрами общая масса их листьев окажется ничтожной.

Постепенное увеличение общих размеров деревьев всегда приводит к уменьшению листовой массы по сравнению с массой остальных органов и частей. Сокращение числа общей площади листьев, в свою очередь, приводит к замедлению дальнейшего роста дерева в целом, в результате ослабления фотосинтетической их продуктивности.

2. Увеличение расстояния между двумя полярными жизнедеятельными системами листьев и корней и ослабление их функции. Одна из вышеуказанных систем непрерывно синтезирует ассимилянты, другая поглощает влагу и питательные вещества. Общая жизнедеятельность этих органов взаимообусловлена, функция одной системы непосредственно обеспечивает нормальное выполнение функций другой.

Корреляция и интенсивное функционирование этих двух жизнедеятельных систем у возрастно молодого и небольшого по размеру растения проявляется в максимальной степени вследствие их сравнительно близкого расположения, что обеспечивает энергичную передачу продуктов одной системы к другой. В результате интенсифицируется обмен веществ растений в целом. Свидетельством энергичного обмена веществ между листьями и корневой системой у возрастно молодых и крошечных по размеру растений служат интересные наблюдения В. А. Колесникова [6, 7] над ростом и ветвлением корневой системы у ряда плодовых деревьев. По данным этого автора у однолетних сеянцев яблони сибирки за один вегетационный сезон формируется более чем 50 000 корней, что является результатом весьма энергичного роста и ветвления корневой системы, осуществляемой за счет интенсивного поступления ассимилятов из листьев. Взамен этого, быстро растущая корневая система проявляет максимальную жизнедеятельность, обеспечивая повышенный темп работы листового аппарата.

По мере увеличения общего размера растений, увеличивается и расстояние между этими активными системами, достигая нескольких десятков и даже сотен метров. При таких обстоятельствах, в первую очередь, замедляется передача пластических веществ из листьев к корневой системе, в то время как потребность корневой системы в них еще более увеличивается, соответственно ее мощности. В результате ослабляется и высасывающая деятельность корней, а также и подача воды на большом расстоянии. Лучшим показателем вышеуказанного является, во-первых, развитие ксероморфной структуры листьев, во-вторых, слабая развитость и ветвление высасывающих корней у возрастно старых и мощных деревьев, по сравнению с молодыми и небольшими по размеру деревьями.

Проведенные исследования с возрастно различными деревьями, произрастающие в одних и тех же почвенно-климатических условиях Ереванского ботанического сада, показали, что в любое время года в корнях возрастно старых и мощных по размеру деревьев, всегда меньше количество как различных форм углеводов, так и азотистых соединений, чем у возрастно молодых и небольших по размеру деревьев.

В этом опыте образцы для анализа всегда брались с концевых частей главных корней. Данные этих анализов сведены в табл. 1. Приведенные в таблице цифровые данные позволяют прийти к заключению, что независимо от сроков взятия пробы для анализов, всегда корни молодых растений сравнительно богаты как азотистыми веществами, так и углеводами, чем корни возрастно старых и вегетативно мощных деревьев. Причины этого, в данном случае, не только связаны с общим расстоянием между листьями и корневой системой, но и слабой фотосинтетической деятельностью листьев возрастно старых деревьев, что, как мы увидим в дальнейшем, определяется и многими другими обстоятельствами, обуславливающими ухудшение внутренних условий жизнедеятельности возрастно старых деревьев (усиление водного дефицита листьев, ослабление минерального питания и др.).

Таблица 1

Содержание углеводов и азотистых веществ в корнях некоторых деревьев и кустарников различного возраста в разные сроки

Название растений	Высота в год	Возраст в м	Количество азотистых веществ и углеводов в кг на 1 г сухого вещества			
			8.VI.1956		24.XII.1956	
			азотистые вещества	углеводы	азотистые вещества	углеводы
Тополь	80	16,8	6,9	183,6	12,2	310,2
	12	1,3	8,5	348,8	21,0	428,7
Лох	70	4,0	9,4	210,5	11,1	233,4
	12	0,9	12,1	326,4	18,1	328,1
Снежноплодник	15	2,0	12,4	366,2	15,3	374,5
	3	0,5	19,6	408,8	21,9	413,7

О постоянной нужде корневой системы в питательных пластических веществах у возрастно старых и мощных по размеру деревьев и кустарников можно составить более или менее наглядное представление при определении поглотительной способности корней к тем или иным необходимым для жизнедеятельности питательным веществам.

Такие данные нами были получены в опытах, проведенных с корнями разновозрастных и неодинаковых по мощности деревьев тополя и кустарников снежноплодника.

Для этого опыта выкапывались корни растений и затем, очищая от земли, промыв под водой и высушив фильтровальной бумагой, одна половина из них погружалась в 0,1 мол раствора гликокола, а другая — в такую же концентрацию глюкозы в течение 30 мин. По истечении этого срока корни промывались дистиллированной водой и производилось определение количества азота и глюкозы в них, данные о которых приводятся в табл. 2.

Таблица 2

Количество азота и глюкозы, поглощенной корневой системой разновозрастного тополя и снежноплодника

Объекты анализа	Возраст в год.	Высота растений в м	Поглощение вещества в мг на 1 г сух. вещества	
			азот- гликокола	глюкоза
Тополь	80	16,8	6,84	12,88
	4	1,3	3,12	5,02
Снежноплодник	15	2,0	4,24	16,12
	2	0,5	2,80	3,34

Приведенные в таблице 2 данные наглядно свидетельствуют о том, что, в действительности, корни возрастно старых деревьев и кустарников постоянно нуждаются в питательных веществах гораздо больше, чем корни возрастно молодых деревьев и кустарников, которые, как показали данные предыдущей таблицы, сравнительно лучше и обильно снабжаются ими.

Поскольку в приведенной таблице данные, относящиеся к корням как мощного тополя, так и небольшого снежноплодника, являются более или менее аналогичными, то из этого вытекает, что основной причиной малого содержания и интенсивного поглощения пластических веществ корнями, кроме общей мощности растений, является также их старческое состояние, приводящее к ослаблению фотосинтетической продуктивности, что наглядно иллюстрируется ниже.

3. Падение интенсивности фотосинтеза листьев. Падение энергии вегетативного роста дерева, в первую очередь, связано с ослаблением фотосинтетической продуктивности листьев растений. Проведенные исследования с листьями разновозрастных деревьев, произрастающих в одних и тех же почвенно-климатических условиях, наглядно показывают, что кривые онтогенетической изменчивости фотосинтетической продуктивности и величины годового прироста являются аналогичными.

Данные, характеризующие падение фотосинтетической продуктивности листьев, были получены в опытах с разновозрастными грабом и дубом (в настоящем сообщении приводятся данные, полученные лишь с грабом).

Для этих опытов листья, удаленные с растений, с черешками погружались в воду, помещая их в светонепроницаемую радиогазометрическую камеру с $C^{14}O_2$ в течение полутора часа. С целью выращивания общей площади подопытных листьев, вырезывались из них вместе с черешками небольшие кружки, непосредственно с основания листовой пластинки с помощью небольшого пробочного сверла. Этим самым нам удалось определить фотосинтетическую активность одних и тех же участков листовой пластинки, и таким образом избежать ошибки, так как известно, что различные участки одного и того же листа проявляют как различную фотосинтетическую (В. А. Мухина [14]), так и ферментативную активность (Н. М. Сисакян [18]). С целью создания идентичных условий для всех вариантов опыта, определение фотосинтетической активности листьев производилось одновременно, перемещая их в газометрическую камеру. В этом случае как интенсивность света и температурные условия, так и общая активность даваемого радиоактивного углекислого газа оказались одинаковыми.

После полутора часов все листовые образцы были сняты из газометрической камеры. Затем, высушивая, производили определение их радиоактивности, данные о которых приводятся в таблице 3.

Таблица 3
Фотосинтетическая активность листьев граба различного возраста, произрастающих в одних и тех же почвенно-климатических условиях

Возраст деревьев	Ярусное расположение листьев	Радиоактивность листьев в имп мин.	
		на 100 мг сух. веществ.	на 10 кв. см площади
1-летний	верхний	114	50
18-летний	верхний	67	56
	нижний	110	68
55-летний	верхний	167	157
	нижний	266	164
100-летний	верхний	81	107
	нижний	152	110
150-летний	верхний	40	37
	нижний	81	50

Приведенные данные (табл. 3) наглядно иллюстрируют ряд интересных положений. Во-первых, выясняется, что растения как в молодом, так и в старом возрасте проявляют наименьшую фотосинтетическую активность. Максимальную фотосинтетическую активность показывают деревья оптимального возраста (55 лет). Во-вторых, всегда фотосинтетическая активность листьев нижних ярусов меньше, чем листьев верхних ярусов,

что, по-видимому, связано с ксерофитной структурой, и, следовательно, с водным дефицитом верхушечных листьев. Верхушечные листья 55-летнего дерева, как выясняется из приведенных данных, показали три с лишним раза больше фотосинтетической активности, чем листья возрастно старых и молодых деревьев.

Эти данные одновременно свидетельствуют о том, что между динамикой изменения величины годового прироста и фотосинтетической активностью листьев существует прямая зависимость. Всегда максимальная фотосинтетическая активность листьев сочетается с интенсивным ростом растений.

Возрастные изменения растений в первую очередь оказывают мощное влияние на общую энергию и другие физиолого-биохимические процессы, протекающие во всех органах и частях, приводящие прежде всего к ослаблению ферментативной активности, и, следовательно, к падению продуктивности листьев.

4. Уменьшение суточной ферментативной амплитуды листьев. Рядом экспериментальных работ (Н. М. Сисакян [19]; Б. А. Рубин и С. Лутикова [17]; А. И. Опарин и В. А. Зенченко [16]; А. Л. Курсанов и К. Брюшкова [10]; В. О. Казарян [4] и др.), проведенных как с травянистыми, так и с древесными растениями было показано, что активность и направленность действия ферментов листьев изменяется в зависимости, с одной стороны, от общего их возраста, с другой — с наступлением последовательных фаз и стадий онтогенетического развития растений.

Аналогичные данные получены в опытах, проведенных с листьями различных ярусов одного и того же растения (В. И. Нилов, О. Н. Павленко и Е. Лапина [15]; А. Л. Курсанов [9] и др.). Исходя из этих данных мы предполагали, что параллельно с возрастными изменениями и общей вегетативной мощности растений должна изменяться и синтетическая активность листьев в сторону резкого ее падения. С этой целью мы провели изучение изменений суточного хода ферментативной деятельности листьев возрастно различных деревьев, а также листьев возрастно-равных, но расположенных, в одном случае, на возрастно старом дереве, в другом — на укорененной ветке, взятой с тех же ярусов возрастно старого дерева. Такие данные, в сущности, могут дать полное представление о продуктивности листьев возрастно различных деревьев, что является причиной неодинаковой интенсивности их вегетативного роста.

В качестве объектов исследования были взяты тополь белый (*Populus alba*), лох (*Elaeagnus augustifolia*) и ива (*Salix alba*, var. *pendula*), произрастающие на небольшом расстоянии друг от друга в одних и тех же почвенно-климатических условиях. В опыте мы попытались выяснить характер суточного изменения активности инвертазы в листьях возрастно-различных тополя и лоха. При этом с лохом было проведено одновременно два варианта опыта. В одном варианте листья брались от плодущих, в другом — от вегетирующих побегов. В данном случае мы задались целью выяснить влияние формирующихся плодов на ферментативную активность листьев данного побега.

Листья у всех подопытных растений брались с верхних ярусов и являлись вполне развитыми. Определение ферментативной направленности проводилось летом 1955 г. в один и тот же день и одни и те же часы суток. Данные этих анализов, проведенных методом вакуум инфильтрация, предложенным А. Л. Курсановым [9], сведены в табл. 4.

Таблица 4
Суточная ритмика ферментативных превращений сахарозы в листьях, взятых от возрастноразличных деревьев лоха и тополя

Название растений	Возр. растений	Часы анализа	Энзиматическое превращение сахарозы в мг глюкозы на 1 г сух. веществ. за 2 часа		Соотношение синтеза гидролиз
			синтез	гидролиз	
Тополь	3-летний	8	25,32	1,98	12,80
		16	12,11	3,81	3,18
		24	1,40	2,81	0,50
	70-летний	8	5,22	10,11	0,51
		16	2,62	24,03	0,11
		24	-1,20	3,20	—
Лох, листья вегетирующих побегов	4-летний	8	19,52	2,59	7,54
		16	17,94	1,12	16,00
		24	3,00	6,80	0,44
	80-летний	8	9,61	2,55	3,77
		16	8,95	4,03	2,22
		24	2,10	9,11	0,23
Листья плодущих побегов	80-летний	8	6,69	3,88	1,72
		16	1,82	1,56	1,17
		24	-2,30	2,80	—

Приведенные в таблице данные показывают различие в ферментативной активности листьев, которое проявляется в зависимости от общего возраста и вегетативной мощности материнского растения и репродуктивного состояния того побега, с которого были взяты. Прежде всего выясняется, что у взятых нами деревьев максимальную синтетическую активность проявляют листья возрастно молодых и маленьких по размеру деревьев, в то время, как у возрастно старых деревьев преобладает гидролитическая активность фермента над его синтетической активностью. У листьев возрастно старого тополя даже в дневные часы наблюдается преобладание гидролиза над синтезом. Листья возрастно молодых растений в результате высокой амплитуды ферментативного синтеза и гидролиза проявляют значительно большую дневную продуктивность, чем листья возрастно старых растений.

Кроме вышеуказанного, наблюдается также значительная разница в активности и направленности действия ферментов в клетках одновозрастных листьев, взятых с плодущих и неплодущих побегов, хотя они по сути дела являются равноценными в стадийном отношении. В данном случае проявляется прямое влияние формирующихся плодов на листья — до-

норы, что приводит к уменьшению амплитуды суточного хода ферментативного действия в этих листьях и, следовательно, их продуктивности.

Для составления наиболее полного представления о суточной динамике количественного изменения питательных веществ в листьях мы одновременно произвели определение количества сахаров и азотистых веществ в другой группе листьев, взятых с тех же растений (табл. 5). При-

Таблица 5

Суточная ритмика количественного изменения углеводов и азотистых веществ в листьях возрастно-различных деревьев лоха и тополя

Название растений	Возраст	Часы анализа	Сахара в мг на 1 г сухого вещества			Азот в мг на 1 г сухого вещества		
			раств.	нераств.	сумма	общий	небелк.	белк.
Тополь	Молод.	8	73,04	172,25	245,29	26,13	0,57	25,56
		16	84,04	225,33	309,37	28,64	1,14	27,00
		24	68,01	223,14	291,15	28,32	1,12	27,20
	Старый	8	93,80	100,81	184,61	35,47	4,01	31,46
		16	97,81	121,35	219,16	35,64	3,35	32,29
		24	73,76	114,41	188,17	35,44	3,33	32,12
Лох	Молод.	8	46,31	101,12	150,43	38,44	3,84	34,60
		16	56,82	114,12	170,94	39,20	3,42	35,78
		24	43,83	98,81	142,64	38,65	2,74	35,92
	Старый	8	22,81	119,20	142,01	33,56	2,48	31,08
		16	28,39	133,64	162,03	33,64	1,72	31,92
		24	27,01	110,60	137,61	31,40	2,12	31,28

веденные данные показывают, что у обеих групп растений всегда у листьев возрастно старых экземпляров обнаруживается сравнительно большее количество растворимых углеводов, в то время как количество нерастворимых, так и общая сумма углеводов всегда оказывается больше в листьях возрастно молодых деревьев. Это является полным отражением суточного действия ферментов и вместе с тем показывает, что фотосинтетическая продуктивность листьев возрастно молодых деревьев несравненно больше, чем у листьев возрастно старых деревьев. Аналогичная картина, но выраженная в менее яркой форме, наблюдается и в отношении изменения содержания белкового и небелкового азота в листьях, что свидетельствует об идентичности действия ферментов протеазы.

5. Усиление водного дефицита и ксерофитности листьев. Возрастное старение и в связи с этим увеличение общих размеров растений приводит к усилению различия в структуре листьев, расположенных на различных ярусах. В результате постепенно ухудшаются внутренние условия водоснабжения растений, если даже всегда они нормально поливаются или же произрастают в близости естественного источника воды. Причины этого, в первую очередь, связаны с тем, что наряду с увеличением вегетативной мощности растений затрудняется нормальное водоснабжение всех

листьев, в частности, листьев верхних ярусов, расположенных на значительно большем расстоянии от источника воды. С этой точки зрения одним из наиболее мощных факторов внешней среды, непрерывно вызывающем морфо-физиологические изменения у растений, являются условия водного режима.

Как показывают наблюдения, растения в онтогенезе в условиях обильного водоснабжения образуют метамерные органы и части, резко отличающиеся по их ксероморфной структуре. При этом в зависимости от дальности расстояния данного листа от источника воды изменяется и его ксероморфность. Впервые это положение экспериментально иллюстрировано В. Р. Зеленским [3, 4] у ряда травянистых растений. В дальнейшем это положение нашло подтверждение и в отношении физиологических особенностей разноярусных листьев (С. Д. Львов и Л. П. Березниговская [11]; Н. А. Максимов, Л. Г. Бадриева и В. А. Симонова, [13]; Н. А. Максимов, [12] и др.). В результате морфо-физиологических особенностей листья верхних ярусов всегда в той или иной мере находятся в условиях водного дефицита, что отрицательно отражается на ход всех физиолого-биохимических процессов, протекающих в них, в частности, на их ассимиляционную деятельность.

Наличие постоянного дефицита влажности в листьях верхних ярусов по сравнению с нижележащими листьями, нами показано в опытах с листьями тополя. Удаляя листья с верхних и нижних ярусов дерева, мы сразу их взвешивали, а затем погружали черенками в воду, оставляя в течение 2-х часов. По истечении этого времени листья вновь взвешивались. Полученная разница в весе характеризует величину водного дефицита, что оказалось совершенно различным у разноярусных листьев. Результаты этого опыта, проведенного в 4-х кратной повторяемости, сведены в таблице 6.

Таблица 6

Разница в водном дефиците листьев верхнего и нижнего ярусов тополя

Ярусное расположение листьев	Высота прикрепления листьев на дереве в м	Сырой вес листьев в г		Водный дефицит в г	Водный дефицит листьев в % по сравнен. с первоначальн. сырым весом
		первоначальный	после 2-х час. выдержки в воде		
Верхний	7	2,51	2,7134	0,2034	8,1
Нижний	0,8	1,2522	1,3076	0,0554	4,4

Приведенные цифровые данные являются весьма характерными для иллюстрации положения о том, на сколько затрудняется нормальное водоснабжение листьев верхних ярусов растений, в силу чего они всегда нуждаются в ней. Листья верхнего яруса, обладая ксероморфной структурой, с одной стороны, поглощают сравнительно больше воды, с другой — транспирируют ее гораздо энергичнее. Это приводит к значительному ухудшению водного режима. В результате этого нередко обостряется борьба

между листьями за воду при ухудшении водоснабжения растений. При этом, в первую очередь, страдают генеративные органы и вновь формирующиеся плоды, а затем листья нижних ярусов, приводящее их к массовому опадению. Это и является причиной возникновения критического периода в отношении водного режима, когда растения в наибольшей степени страдают от недостатка влажности. В таких критических периодах наиболее всего страдают возрастно старые растения.

Для нормального роста и развития недостаточно лишь наличия влажности в почве. Всегда обильная и мощная растительность развивается в условиях влажной атмосферы, что приводит к резкому уменьшению потребности растений в воде. К. А. Тимирязев [20] указывает, что растения используют несравненно больше воды, чем она необходима для его роста и развития. В данном случае интенсивная транспирация в сухих и жарких условиях среды является лишь приспособительной реакцией для защиты от нагрева, вопреки недостаточности воды в почве. Это и является причиной появления карликовых растений, произрастающих в сухих условиях местообитаний.

Ухудшение водоснабжения растений, по мере возрастного старения, оказывает значительное влияние на общую фотосинтетическую активность листьев, так как при этом сильно сокращается период, при котором открывают устицы. В связи с этим усиливается гидролитическая активность ферментов листьев.

6. Ослабление сопротивляемости растений к неблагоприятным условиям среды. В результате длительного роста и увеличения общего размера растений наряду с ухудшением внутренних условий постепенно ослабляется и сопротивляемость растений к неблагоприятным факторам внешней среды. В этом процессе более важным является постепенное усиление дисгармонии между потребностью растений и условиями внешней среды. Если в раннем периоде онтогенеза растение более или менее нормально обеспечивает себя минеральным питанием и водой, то при достижении громадных размеров значительно затрудняется удовлетворение этих требований.

Наконец, важным условием в этой связи является и прогрессивное нарастание потребности растений в воде, в результате, с одной стороны, усиление ксероморфной структуры почти всех листьев, приводящее к интенсификации транспирации, с другой — ослаблению жизнедеятельности корневой системы.

Понятно, что при таких условиях резкое колебание условий внешней среды в сторону ухудшения должно привести к значительному заметному отрицательному последствию, чем это может иметь место у возрастно молодых деревьев. При этом растение, главным образом, страдает как в период вегетации, так и в период зимнего покоя. В последнем случае, наиболее губительное влияние оказывают температурные условия и сухие ветры, приводящие к высушиванию старых скелетных ветвей, когда полностью прекращается поступление воды из почвы. Появление суховер-

шины у возрастно старых деревьев в основном связано с этим обстоятельством.

Возрастное старение одновременно приводит к уменьшению и сопротивляемости растений, к поражению насекомыми и другими фитопаразитами. Распространению паразитов растений в значительной мере способствует усиление сбрасывания и высыхание побегов и ветвей, что наиболее сильно проявляется у возрастно старых деревьев (В. О. Казарян [5]). Все эти сухие ветки и следы опавших ветвей и побегов являются той поверхностью, через которую без затруднения проникают и поражают грибы, бактерии и насекомые.

7. Усиление взаимного отрицательного влияния метамерных органов и частей растений. С интенсивным ростом и формированием новых и новых побегов и ветвей на небольшом жизненном пространстве, расположенных на кроне дерева, усиливается отрицательное взаимовлияние этих ветвей и побегов. Прежде всего увеличивается общая густота кроны и ухудшается световой режим многих ветвей и побегов, расположенных в центральной зоне кроны дерева. В результате этого все угнетенные ветви энергично стареют и отмирают, приводя, тем самым, к резкому уменьшению числа фотопродуктивных органов и оголению ветвей.

Перемещение всех листьев на периферийной зоне кроны деревьев, в свою очередь, вызывает другое отрицательное последствие — их ксерофитизацию и удаление расстояния между ними и корневой системой, что, как отметили выше, приводит к усилению общего старения растений.

Вместе с этим, все эти оголенные скелетные ветви, будучи расположены в неблагоприятных световых условиях, не проявляют возможности формировать придаточные энергично растущие почки, чему способствует также подавляющее в росте влияние верхушечных растущих почек. Ежегодно возобновляются лишь верхушечные стадийно старые почки, которые в результате очень слабого роста формируют ограниченное число листьев. Таким образом, наблюдается постоянное сокращение числа листьев и величины годового роста, что является самым наглядным признаком старения растений.

Уменьшение числа листьев, в свою очередь приводит, с одной стороны, к уменьшению верхней движущей силы воды, с другой — меньшему накоплению ассимилятов, необходимых для роста всего растения корневой системы — в частности.

Таким образом, все эти изменения, происходящие в результате длительного и чрезмерного вегетативного роста и увеличение размера наступает общее ухудшение внутренних условий роста растений и приводит к усилению его старения. Все эти факты наглядным образом подтверждают классические слова В. И. Ленина о том, что... «основное положение марксистской диалектики состоит в том, что грани в природе и в обществе условны и подвижны, что нет ни одного явления, которые не могли бы при известных условиях превратиться в свою противоположность» [1].

И в действительности, рост растений, обеспечивая всю его жизнедеятельность, увеличение общих размеров и продуктивности их, приводит к ухудшению внутренних условий общей жизнедеятельности и роста. Процессы роста, в конце концов, приводят к прекращению, исключению дальнейшего роста, перерождению своей противоположности.

Ботанический институт

АН Арм ССР

Поступило 12 III 1957

Վ. Ն. ՂԱԶԱՐՅԱՆ

ԲՈՒՅՍԵՐԻ ԱՃՄԱՆ ՈՒ ՆՅՈՒԹԱՓՈՆԱՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ՓՈՆԱԿԱՐՁ ՊԱՅՄԱՆԱՎՈՐՎԱԾՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ՀԱԿԱՍԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Ն. Պ. Կրենկեի ցիկլիկ ձերացման և երիտասարդացման տեսության համաձայն, բույսերի աճման ինտենսիվությունը, զարգացման սկզբնական էտապներից սկսած, պրոդրեսիվ կերպով բարձրանում է մինչև տվյալ տեսակին ընդհանուր հասակային օպտիմումի հասնելը, որից հետո աստիճանաբար թուլանում են աճման պրոցեսները: Ծառային ձևերի մոտ աճման ինտենսիվության անկումը, բացի պտղակալումից, կախված է նաև մի շարք այլ ներքին և արտաքին պայմանների վատթարացումից, որոնք ուժեղանում են բույսերի մասսայի մեծացման զուգահեռ: Բույսերի աճումն ստեղծում է իրեն կասեցման, բացասման պայմաններ: Բույսերի աճումը կասեցնող և դանդաղեցնող պայմանները հետևյալներն են՝

1. Տերևների և այլ օրգանների ընդհանուր մասսայի փոխհարաբերության փոփոխությունն ի վնաս առաջինների:

Բույսերի աճման և բերքատվության արդյունավետությունը հիմնականում պայմանավորված է տերևային մասսայով: Ծառային ձևերի մասսայի մեծացումը միշտ նպաստում է տերևների ընդհանուր քանակի և մակերեսի փոքրացմանը, ընդհանուր մասսայի համեմատությամբ, որը ազդում է աճման էներգիայի վրա, թուլացնելով այն:

2. Տերևների և արմատային սիստեմի միջև եղած տարածությունից մեղացումը: Ծառերի աճման և մեծացման զուգահեռ փոխվում է այդ երկու կենսական օրգանների միջև եղած տարածությունը, զգալիորեն դժվարացնելով նրանց միջև եղած նյութափոխանակությունը: Այդ պատճառով հասակով և մասսայով մեծ ծառերի արմատներն անընդհատ սննդաբար նյութերի մեծ կարիք են զգում, որը դժվարացնում է վերջիններիս աճումը և ֆունկցիաների նորմալ կատարումը:

3. Փոտոսինթեզի ինտենսիվության անկումը: Ծառերի աճման և մասսայի մեծացման զուգահեռ թուլանում է և նրանց տերևների ֆոտոսինթետիկ ինտենսիվությունը, որին զուգակցում է և արմատային սիստեմի գործունեության աստիճանական թուլացումը:

4. Տերևների ֆերմենտատիվ ամպլիտուդայի փոքրացում: Փոտոսինթեզի և արմատային սիտեմի կենսագործունեության անկման շնորհիվ փոքրանում է և տերևների ֆերմենտատիվ գործունեության ամպլիտուդան: Հասակով մեծ տերևների այդ մեծությունը 10 և ավելի անգամ պակաս է, քան երիտասարդ բույսերինը:

5. Ջրային գեֆիցիտի և տերևների քսերմորֆության ուժեղացումը Տերևների յարուսականության բարձրացումը նպաստում է նրանց քսերմորֆության և տրանսպիրացիայի ինտենսիվության բարձրացմանը: Դրա հետևանքով առաջանում է մշտական և կայուն ջրային գեֆիցիտ, որը ազդում է համարյա բոլոր կենսական պրոցեսների վրա, թուլացնելով նրանց:

6. Բույսերի գիմադիտունության անկումն արտաքին պայմանների հանդեպ: Կենսագործունեության վատթարացումը, կապված բույսերի մասսայի մեծացման հետ, թուլացնում է նրանց գիմադիտունությունը արտաքին անբարենպաստ պայմանների հանդեպ: Ծեր բույսերը այդ գործոններից ավելի են տուժում, քան երիտասարդ բույսերը:

7. Մետամեր օրգանների ու մասերի փոխադարձ բացասական ազդեցությունը: Մաղարթի խտացումը և նոր ճյուղերի առաջացումն ու աճումը մեծ չափով դժվարացնում է բույսի կյանքը, նրա պահանջների բավարարումը: Դրա հետևանքով ուժեղանում է այդ օրգանների պայքարը ջրի, հանքային նյութերի և լույսի հանդեպ: Մկալում է ճյուղերի շրջացումը և թափվելը:

Այսպիսով, բոլոր այս ներքին փոփոխությունները, որոնք պայմանավորված են ծառերի մասսայի մեծացումով և աճումով, վատթարացնում են բույսի կենսագործունեությունը:

Բույսերի աճումն ու ապահովելով նրանց կենսագործունեությունը, արդյունավետությունն ու մասսայի մեծացումը, միաժամանակ բերում է կենսագործունեության ներքին պայմանների վատթարացման: Աճման պրոցեսները վերջիվերջո բերում են հետագա աճման կասեցման, վեր են անցնում իրենց հակադրության:

ЛИТЕРАТУРА

1. Ленин В. И. О брошюре Юниуса, Соч. т. XXX, стр. 181.
2. Зеленский В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений, Изв. Киевского политех. ин-та, 1, 1904.
3. Зеленский В. Р. О величине транспирации верхних и нижних листьев растений, Изв. Саратовского ун-та, 1923.
4. Казарян В. О. Стадийность развития и старения однолетних растений, Изд. АН АрмССР, 1952.
5. Казарян В. О. О высыхании и опадении ветвей и побегов у древесно-кустарниковых форм и их значение в жизни растений, Тр. Ер. гос. ун-та, сер. биол. 5, 1956.
6. Колесников В. А. Корневая система плодовых деревьев, Диссертация, 1948.
7. Колесников В. А. Корневая система плодовых деревьев, Науч. агроном. журн. т. 1, 3, 1924.
8. Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений, 1940.

9. Курсанов А. Л. Применение метода вакуум-инфильтрации для количественного определения синтезирующего и гидролизующего действия инвертазы в живых растительных тканях, Биохимия, 1, 3, 1936.
10. Курсанов А. и Брюшкова К. Действие ферментов в листьях различных ярусов в связи с их индивидуальным развитием и общим развитием растений, Биохимия, 5, 2, 1940.
11. Львов С. Д. и Березниговская Л. П. К вопросу о динамике углеводов и водного баланса в листьях табака в зависимости от яруса производимых юмок, Тр. БИН АН СССР, exper. ботаника, 4, 1934.
12. Максимов И. А. Физиологические основы засухоустойчивости растений, 1926.
13. Максимов И. А., Бадриева Л. Г. и Симонова В. Н. Интенсивность транспирации и быстрого расходывания водного запаса у растений различных экологических типов, Тр. Тифл. бот. сада, вып. 19, 1917.
14. Мухина В. А. Некоторые данные по исследованию фотосинтеза наземных растений монометрическим методом, Тр. Бот. ин-та им. Комарова, сер. IV, вып. 11, exper. бот., 1956.
15. Нилов Н., Павленко О. и Лапина Е. Сборник биохимии и физиологии древесных и кустарниковых южных пород, Изд. ВАСХНИЛ, 21, 2, 1939.
16. Опарин А. И. и Зенченко В. А. Направленность действия ферментов и влияние на нее яровизации, Сб. биохимии в мичуринской биологии, 1949.
17. Рубин Б. А. и Лютикова О. Т. О биологической роли ферментов в растениях, Биохимия, 2, 1937.
18. Сисакян Н. М. Биохимия обмена веществ, Изд. АН СССР, 1954.
19. Сисакян Н. М. Направленность действия инвертазы, как признак засухоустойчивости и скороспелости у культурных растений, Изв. АН СССР, сер. биол., 6, 1937.
20. Тимирязев К. А. Избр. сочин. т. II, 6, 1948.
21. Тюрин А. Н., Науменко И. М. и Воропаева П. В. Лесная вспомогательная книжка, Москва, 1945.