

В. А. ПАЛАНДЖЯН, Б. М. ТЕР-АБРААМЯН

КСЕРОМОРФНОСТЬ ВОДОПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ
РАЗЛИЧНЫХ ЯРУСОВ СТВОЛА НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

В физиологической литературе значительное число работ посвящено изучению приспособительной реакции различных жизненных форм растений на условия влажности почвенной и воздушной сферы. Приспособление растений выражается как при успешной потере ими влаги, так и при затруднении ее поступления в растение.

Приспособительную реакцию растений, выражающуюся в усилении ксероморфности листьев, впервые установил В. Г. Заленский [2, 3, 4], который выявил в структуре листьев отличие в различных ярусах у ряда травянистых растений и связал это с условиями водоснабжения. Он отметил, что верхние листья растений, испытывающие некоторый недостаток в воде, показывают более ксероморфную структуру, чем нижние.

Эта закономерность, получившая название «Закон Заленского», многократно обсуждалась, проверялась многими авторами (В. Г. Александров, [1], Н. А. Максимов [9], Б. А. Келлер [6], Э. Ф. Келлер-Лейсле, [7], Ю. Г. Молотковский [10] и др.) и широко вошла в научную литературу. В настоящее время ее можно считать общепринятой.

Приспособленность растений хорошо выражена у древесных пород. С увеличением общей вегетативной мощности деревьев ухудшается водный режим, который является важным фактором, определяющим активность всех процессов жизнедеятельности.

Растение для осуществления нормальной функции водного режима в онтогенезе приобретает новую, более приспособленную структуру, а именно ксероморфную структуру листьев и водопроводящей системы древесины.

А. А. Яценко-Хмелевский [11] показывает, что диаметр сосудов водопроводящей системы как по радиальному — от центра к периферии, так и по вертикальному направлению ствола (снизу-вверх) изменяется, т. е. увеличивается общее число сосудов и уменьшается их диаметр.

Исследованиями В. О. Казаряна и Б. М. Тер-Абраамян [5] утверждается эта закономерность опытами над одновозрастными побегами с разных ярусов. Авторы рассматривают ее как приспособительную реакцию поднятия воды к верхушечным, более ксероморфным листьям, проявляющим интенсивную транспирацию.

По изучению структурных и физиологических особенностей «водного ложа» древесины, в течение ряда лет, нами ведутся работы на некоторых древесных и кустарниковых растениях Армении. Вопрос этот интересен, природа Армении дает необходимые для его планомерного исследования объекты.

В плане этих исследований мы задались целью установить насколько установленные закономерности Заленским находят свое отражение в структуре древесины у древесных пород.

В настоящем сообщении мы рассматриваем вопрос о структурных и количественных изменениях элементов водопроводящей системы в разных ярусах ствола деревьев. Материал был взят в естественной обстановке, в Армении, в лесах по течению реки Мисхана и в окрестностях Дилижана, а также в Батумском ботаническом саду, климатические условия которого контрастируют с условиями Армении. Пробы брались как из лиственных (бук, дуб, граб, осина, липа, береза), так и из хвойных (сосна, пихта, кедр, криптомерия, лжелиственница) пород. При всех случаях были подобраны деревья почти одного возраста и одинаковой вегетативной мощности.

В ходе исследования древесины учитывались ширина последнего годичного кольца, количество сосудов на единицу площади, тангентальный диаметр просветов сосудов, толщина оболочек сосудов, число перекладин лестничной перфорационной пластинки (у тех пород, где имеется лестничная перфорация), число витков в третичных спиральных утолщениях (для тех пород, где имеется этот признак), число пор на определенной площади поверхности сосуда и диаметр окаймления и внутреннего отверстия окаймленных пор сосуда. Данные измерений приведены в табл. 1, 2, 3, 4.

Результаты исследований, приведенные в таблицах, вполне ясно показывают отличия между древесиной последних годичных колец ствола деревьев верхних и нижних ярусов. Причем у всех исследованных видов эти отличия однозначны.

Данные табл. 1 и 2 показывают, что как у лиственных, так и у хвойных пород ширина годичного кольца снизу вверх заметно уменьшается, иногда с очень большой амплитудой (рис. 1, 2). Следует отметить, что это уменьшение более резко выражено у лиственных пород, несмотря на то, что исследованные хвойные деревья ростом были выше лиственных. У некоторых хвойных эта разница не была выявлена, например, у японской криптомерии. Здесь, наверное, имела значение влажность воздуха, что привело к уменьшению интенсивности транспирации. В результате растения не приобретают той ксероморфной структуры, которая характерна деревьям, растущим в условиях континентального климата Армении. Число сосудов на единицу площади в одном и том же последнем годичном кольце (у лиственных пород) увеличивается иногда многократно. Тангентальный диаметр просветов сосудов как в ранней, так и в поздней древесинах, противоположно их количеству, уменьшается (рис. 3, 4). Однако у некоторых хвойных пород между диаметрами трахенд разница не отмечается, или она незначительна. Она более отчетливо выражена у сосны кавказской из Дилижанского леса, где климатические условия, по сравнению с Батумским, более суше.

Данные табл. 3 и 4 показывают вполне аналогичную картину. Число и размер окаймлений и отверстий пор межсосудистой поровости изменяется подобно сосудам. Эти изменения достаточно наглядно выражены у березы, в нижних ярусах которой число пор на определенной площади (у

Таблица 1

Показатели анатомического строения элементов последнего годичного кольца
у некоторых лиственных пород*

Название пород	Ярусность	Ширина годичного кольца в μ	Количество сосудов на 1 кв мм		Тангентальный диаметр сосудов в μ		Толщина стенок сосудов в μ	
			ранняя	поздняя	ранняя	поздняя	ранняя	поздняя
Береза литвинова	нижний	1980	57		83		3,3	
	средний	742	182		41		3	
	верхний	363	212		39		3	
Клен полевой	нижний	1188	146		66		2,4	
	средний	990	96		42		3	
	верхний	198	212		38		3,6	
Дуб восточный	нижний	1320	18	99	252	66	3,3	1,6
	средний	527	18	230	297	29	3,3	1,6
	верхний	412	33	150	125	26	6,6	3,3
Граб кавказский (старое дерево)	нижний	825	42		56		3,5	
	средний	495	202		37		2,8	
	верхний	165	272		39		3,5	
Граб кавказский (молодое дерево)	нижний	1165	39		35		3,3	
	средний	—	—		—		—	
	верхний	742	149		29		2,9	
Липа мелколистная	нижний	1320	286		37		2,3	
	средний	725	267		40		3,2	
	верхний	247	549		27		3,5	
Осина	нижний	6270	104		62		3,3	
	средний	2244	155		51		3,3	
	верхний	495	366		34		2,8	

* Породы, входящие в данную таблицу, взяты в Мисханском ущелье.

разных пород взятый размер площади различен, однако для данной породы в разных ярусах одинаков) стенки сосудов не превышает 50, а в верхних достигает 76. Размер отверстия и окаймления пор всегда в нижних ярусах больше, в верхних — меньше. Эти отличия хорошо заметны также у хвойных пород (препараты из древесины хвойных, взятые буром Пресслера, получились неудачные, потому и не было возможности у всех пород сосчитать их количество).

Интересные данные были получены также по густоте спиральных утолщений. В верхних ярусах, с уменьшением диаметра сосудов, спиральные утолщения становятся гуще, увеличивается число витков, придающее твердость узким сосудам. Изменяется также число перекладки лестничной перфорационной пластинки, а именно в направлении кверху их число уменьшается.

Любопытно, что средний ярус часто показывает довольно разноречи-

Таблица 2

Показатели анатомического строения элементов последнего годичного кольца у некоторых хвойных пород*

Название пород	Ярусность	Ширина годичного кольца в μ	Тангентальный диаметр просветов трахеид в μ		Толщина стенок трахеид в μ	
			ранняя	поздняя	ранняя	поздняя
Сосна кавказская	нижний	811	30	16	2,6	6,6
	средний	594	21	15	2,3	6,0
	верхний	540	18	12	1,8	2,4
Сосна черная	нижний	2600	39	17	3,6	7,0
	средний	1600	37	13	3,3	6,4
	верхний	1800	39	16	4,6	5,8
Пихта сильная	нижний	7425	48	32	1,6	5,6
	средний	3300	51	30	2,3	6,6
	верхний	2750	36	29	2,5	8,2
Лжелиственница кемпфера	нижний	3630	60	47	2,8	9,0
	средний	2475	53	23	2,0	9,4
	верхний	1188	55	39	3,3	8,2
Кедр гималайский	нижний	3052	38	26	2,8	4,6
	верхний	3795	32	21	4,4	6,3
Криптомерия японская	нижний	820	38	17	2,2	4,2
	верхний	820	30	19	2,0	4,6

* Породы данной таблицы, кроме кавказской сосны (из Дилижана), взяты в Батумском ботаническом саду.

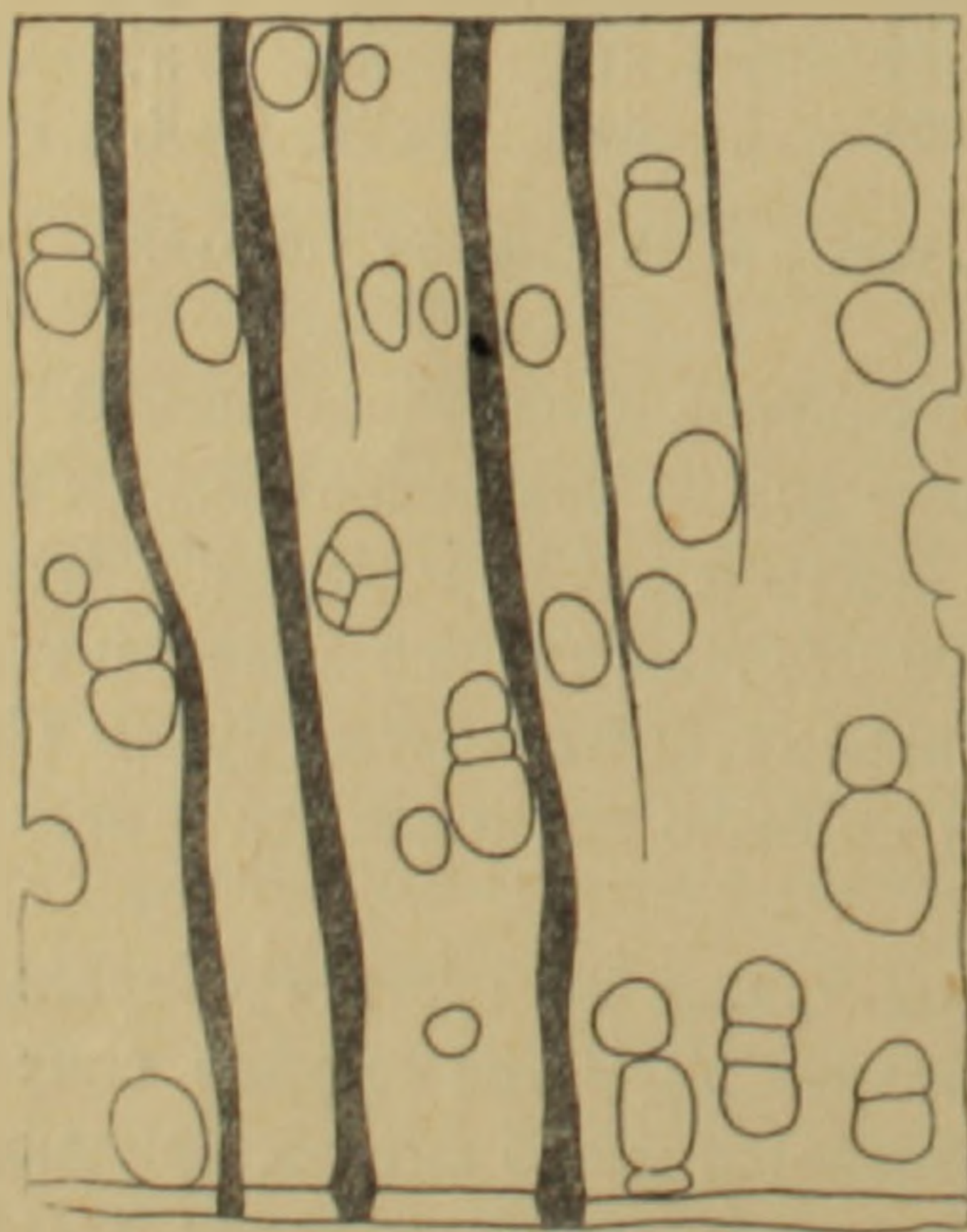


Рис. 1. Поперечный срез нижнего яруса ствола березы литвинова. Широкое годичное кольцо с крупными просветами сосудов. Ув. 10×8 .

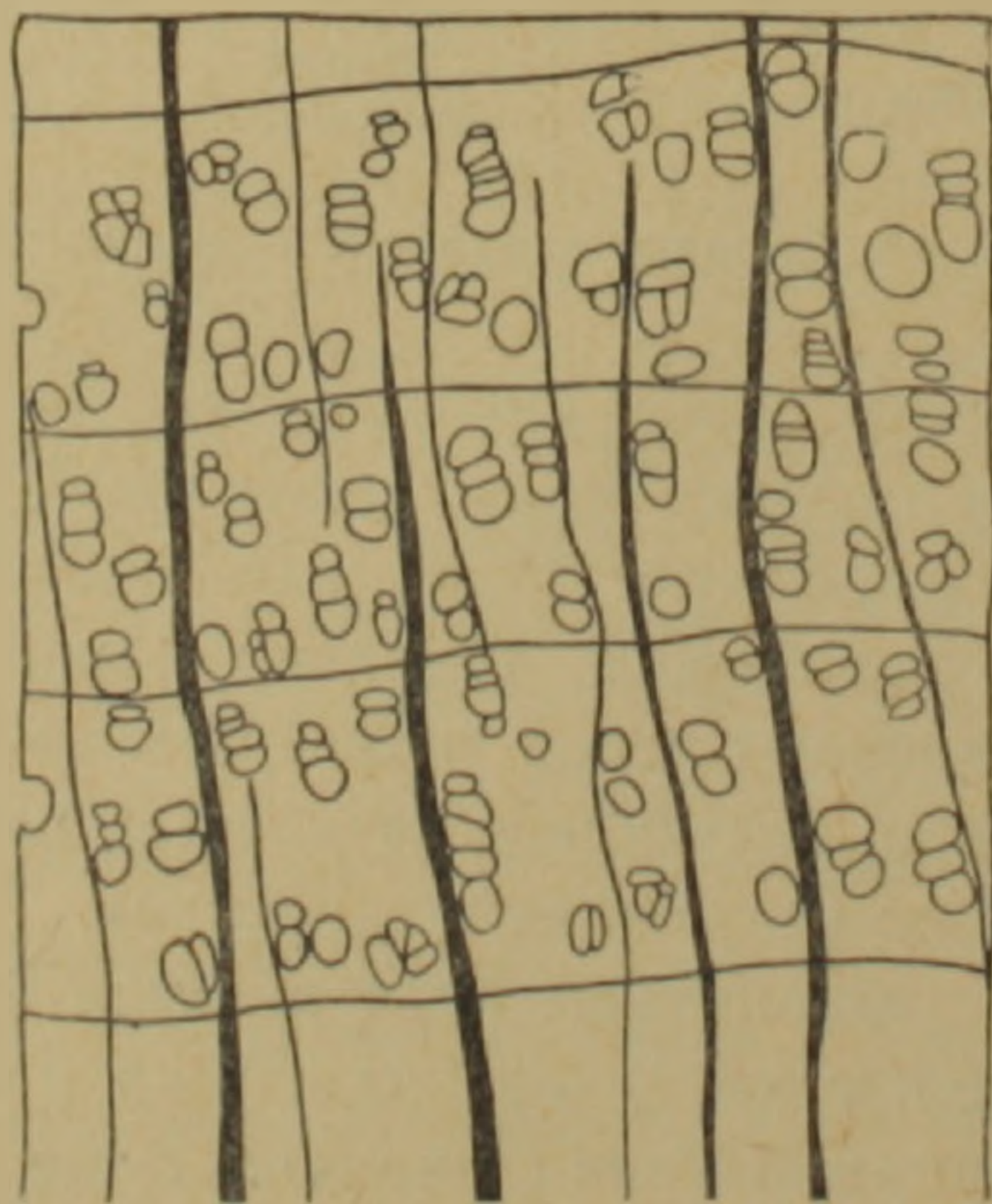


Рис. 2. Поперечный срез верхнего яруса ствола березы литвинова. Узкие годичные кольца с мелкими просветами сосудов. Ув. 10×8 .

Таблица 3

Показатели анатомического строения элементов последнего годичного кольца
у некоторых лиственных пород

Название пород	Ярусность	Количество пор межсосудистой поровости*	Размер пор в μ		Густота спиральных утолщений		Густота лестничной перфорации	
			окаймление	отверстие	средний диаметр сосудов в μ	число витков	средний диаметр сосудов в μ	число перекладин
Береза литвинова	нижний	50	3,7	3,7	—	—	53	24
	средний	63	2,5	2,5	—	—	—	—
	верхний	76	2	2	—	—	40	22
Клен полевой	нижний	7	11	5	57	58	—	—
	средний	7	10	5	—	—	—	—
	верхний	9	8,7	4	35	66	—	—
Дуб восточный	нижний	9	8	7,5	—	—	—	—
	средний	10	8	7,5	—	—	—	—
	верхний	12	6,6	6	—	—	—	—
Граб кавказский (старое дерево)	нижний	11	10,5	4,5	34	83	—	—
	средний	13	10	5,6	—	—	—	—
	верхний	15	8,5	3,4	23	108	—	—
Граб кавказский (молодое дерево)	нижний	6	7,5	2,5	25	127	—	—
	средний	9	8	3	—	—	—	—
	верхний	10	6	5	13	165	—	—
Липа мелколистная	нижний	17	7,5	2,5	39	43	—	—
	средний	17	7,5	3	—	—	—	—
	верхний	20	6	3,5	31	56	—	—
Осина	нижний	3	12,5	7	—	—	—	—
	средний	5	10	5	—	—	—	—
	верхний	7	10	5	—	—	—	—

* Количество пор на определенной площади сосуда для каждой породы в отдельности.

вые данные, что может быть связано с резкими различиями водоснабжения побегов этой части кроны.

Таким образом, в ходе онтогенеза, по направлению от нижних ярусов ствола к верхним, в одном и том же годичном кольце, в элементах водопроводящей системы, происходят структурно-количественные изменения. Эти изменения свидетельствуют об усилении ксероморфности древесины по ярусам.

На примере нашего исследования мы полагаем, что структурные изменения являются непосредственным результатом образующихся противоречий между ростом и водным режимом растений и, что последняя, приспособляясь к условиям внешней среды и, в частности, к условиям водного режима, непрерывно преобразовывает свою структуру как в листьях,

Таблица 4

Показатели анатомического строения элементов последнего годичного кольца
у некоторых хвойных пород

Название пород	Ярусность	Количество пор межсо- судистой поровости*	Размер пор в μ	
			окаймление	отверстие
Сосна кавказская	нижний	11	25	7,5
	средний	13	16	5
	верхний	15	15	5
Сосна черная	нижний	—	23	4,5
	средний	—	19,8	5
	верхний	—	18	4,9
Пихта сибирская	нижний	5	19,8	6,6
	средний	6	19,8	6,6
	верхний	9	16,5	4,9
Лжетствен- ница кем- пфера	нижний	—	33	11,5
	средний	—	19,8	6,6
	верхний	—	16,5	5,9
Кедр гима- лайский	нижний	—	21	6
	средний	—	18	3,3
	верхний	—	19,8	4
Криптоме- рия япон- ская	нижний	—	20	6,6
	средний	—	18	6
	верхний	—	16,5	4

* Количество пор на определенной площади сосуда для каждой породы в
отдельности.

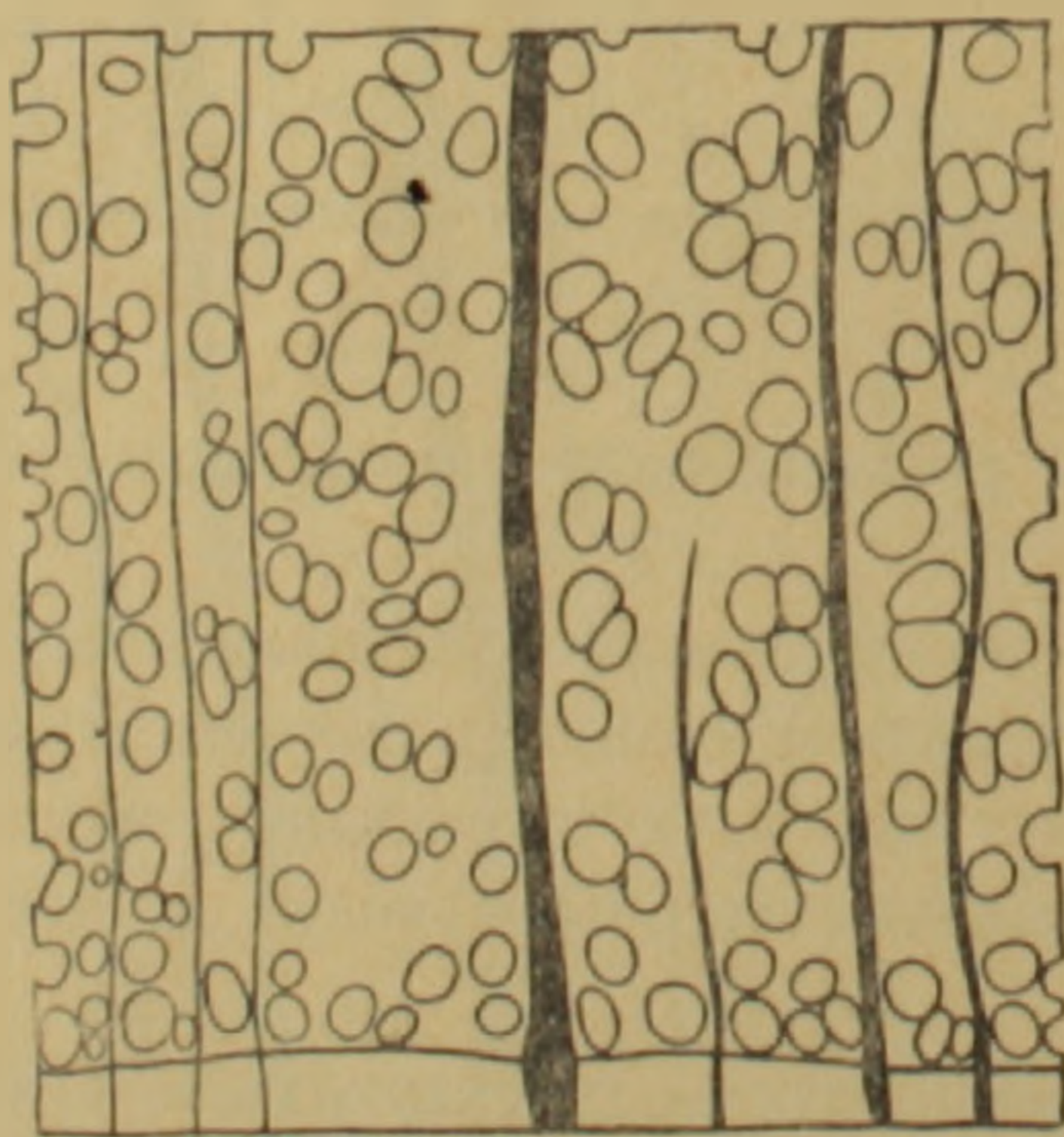


Рис. 3. Поперечный срез нижнего яру-
са ствола липы мелколистной. Годич-
ное кольцо с крупными просветами
сосудов. Ув. 40×8.

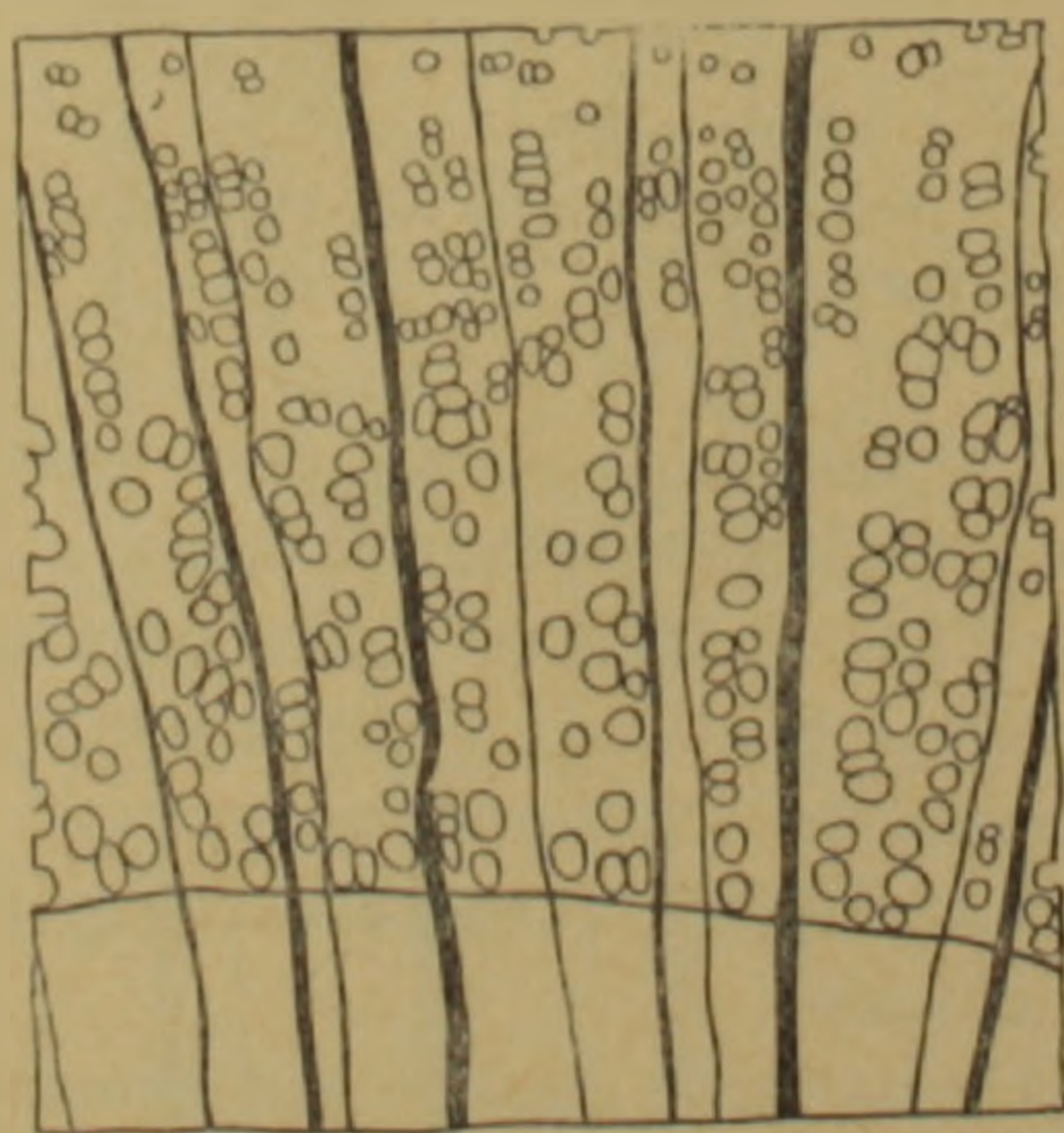


Рис. 4. Поперечный срез верхнего яру-
са ствола липы мелколистной. Годич-
ное кольцо с мелкими просветами со-
судов. Ув. 10×8.

в ассимиляционном аппарате, так и в древесине ствола и ветвей для наилучшего обеспечения метамерных органов водой.

Ботанический институт
АН АрмССР

Поступило 9.II 1960 г.

Վ. Հ. ՓԱԼԱՆՋՅԱՆ, Բ. Խ. ՏԵՐԱՐԵԼԿՈՒՅԱՆ

ՄԻ ՔԱՆԻ ԾԱՌԱՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ԲՆԻ ՏԱՐԵՐԵ ԶԱՐՈՒՄՆԵՐԻ ՋՐԱՆՑԿԱՑՆՈՂ ՍԻՍՏԵՄԻ ՔՍԵՐՈՄՈՐՖՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա. մ. փ. ո. փ. ո. Վ.

Աշխատանքի հիմնական նպատակն է եղել պարզել «Ջալինսկու օրենքը» (խոտարույսերի տարբեր յարուսների տերևների քսերոմորֆության վերաբերյալ) որքանով է իր արտահայտությունը գտնում ծառարույսերի բնափայտի կառուցվածքում:

Այս ուղղությամբ ուսումնասիրվել են մի քանի սաղարթավոր և փշատերև ծառատեսակների բնի տարբեր բարձրություններում ջրանցկացնող սիստեմի էլեմենտների քանակական կազմը և նրանում տեղի ունեցող փոփոխությունները:

Անատոմիական հետազոտության են ենթարկվել բնի տարբեր յարուսներում վերջին տարեկան օղակները, ըստ որում հաշվի են առնվել՝ տարեկան օղակի լայնությունը, անոթների թիվը 1 քմմ տարածության վրա, նրանց տրամագիծը, անոթապատերի հաստությունը, աստիճանավոր պերֆորացիոն թիթեղի աստիճանների թիվը, սպիրալաձև հաստացումների գալարների թիվը, անոթապատերի եզրավոր ծակոտիների թիվը և նրանց եզրերի ու ներսի անցքերի մեծությունը:

Ուսումնասիրություններից պարզվում է, որ «Ջելինսկու օրենքը» իրոք իր արտացոլումն է գտնում բնափայտային էլեմենտների կառուցվածքում: Այսպես, օրինակ, թե՛ սաղարթավորների և թե՛ փշատերևների մոտ տարեկան օղակի լայնությունը ներքևից վերև փոքրանում է, բացառությամբ որոշ տեսակների (ճապոնական կրիպտոմերիայի), որոնց մոտ այս տարբերությունը վերանում է օդի մեծ խոնավության հետևանքով: Դեպի վերև անոթները մանրանում են և թվով ավելանում: Եզրավոր ծակոտիների թիվը և չափսերը փոփոխվում է նույն ձևով, ինչպես անոթների դեպքում: Դեպի վերին յարուսների սպիրալաձև հաստացումների գալարները թվով ավելանում են, իսկ պերֆորացիոն թիթեղի աստիճանների թիվը պակասում է: Ենթադրվում է, որ այստեղ բնի տարբեր յարուսներում բնափայտային էլեմենտների կառուցվածքային փոփոխության հիմնական գործոնը հանդիսանում է ջրային ռեժիմը:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Александров В. Г. Водный режим листьев мезофита. Вест. Тифл. бот. сада. сер. 2, в. 1, 1922.
2. Заленский В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевск. политехн. ин-та, т. 41, 1904.
3. Заленский В. Р. О признаках засухоустойчивости у растений Юго-востока. Сельск. и лесн. х-во, т. 1, 2, 1921.
4. Заленский В. Р. О величине транспирации верхних и нижних листьев растений. Изв. Саратов. сельхоз. ин-та, в. 1, 1923.
5. Казарян В. О. и Тер-Абрамян Б. М. О ярусном изменении водопроводящей системы у древесных растений. ДАН АрмССР, т. 22, 3, 1956.
6. Келлер Б. А. Испарение у растений (некоторые общие выводы). Тр. бот. оп. ст. им. Б. А. Келлера, т. 1, 1926.
7. Келлер-Лейсле'Э. Ф. Транспирация у различных модификаций одного вида. Сов. бот., 1, 1934.
8. Липаева Л. И. О некоторых внутренних и внешних водопроводящих системах и транспирационного аппарата растений. Тр. ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, т. 8, в. 2, 1954.
9. Максимов Н. А. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Ленинград, 1926.
10. Молотковский Ю. Г. Опыт характеристики водного режима деревьев в естественной обстановке. Журн. Ин-та бот. УАН, 6 (14), 1935.
11. Яценко-Хмелевский А. А. Принципы систематики древесины. Тр. бот. ин-та АН АрмССР, т. 5, 1948.