

А. О. МКРТЧЯН

ОБ ОБРАЗОВАНИИ КУСТОВОГО ГАБИТУСА У ЯСЕНЯ АМЕРИКАНСКОГО ПОД ВЛИЯНИЕМ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА ПОЧВЫ

В течение 36 лет индивиды американского ясеня в совершенно бесструктурной, не окультуренной и богарной почве превратились в кустарник. При переносе в нормальные условия они сохраняют приобретенную кустовидную форму и совершенно не приближаются по форме к своим предкам.

Растения, заселяя некоторые области с определенными строго специфическими условиями среды, образуют особые виды, более или менее отчетливо отличающиеся от видов, произрастающих в других, более обычных условиях существования [4]. В работах Келлера [5], Василевской [2], Яценко-Хмелевского [13], Максимова [9], Алехина [1] и др. приводятся многочисленные факты о приспособлении и изменении структуры местных и иноземных древесных растений в условиях жарких полупустынь. Подобные изменения наблюдались и нами в Ботаническом саду АН АрмССР, расположенном в зоне каменистой полынной полупустыни с *Artemisia fragrans* W., у интродуцированного ясеня американского.

Ясень американский (*Fraxinus americana* L.), как известно [14], дерево высотой 20—35 (40) м и с диаметром ствола до 1 м. Естественные местообитания—приатлантические флористические области, где годовые атмосферные осадки доходят до 1095—1391 мм. В Армении введен в культуру с 1920 года и успешно произрастает на всей территории республики, в частности на Араратской равнине, где в лесных и озеленительных посадках развивается самосевом, а в дальнейшем даже угнетает другие древесные породы [10].

Весной 1938 г. в Ботаническом саду на бесструктурной почве не окультуренного участка, в естественных условиях каменистой полынной полупустыни, в большом числе были высажены 3—4-летние сеянцы этого вида и поливались. В течение первых двух лет полив производился регулярно, затем из-за отсутствия поливной воды на одной части участка он был прекращен, и в дальнейшем эта часть участка увлажнялась лишь атмосферными осадками (за год 330—360 мм)*. Вследствие этого почти все индивиды погибли, за исключением двух (возраст 39—40 лет),

* Любая культура в данных условиях возможна лишь при искусственном орошении.

которые к тому же очень отличались от орошаемых общим габитусом и величиной листьев. Несомненно, сильная сухость почвы здесь явилась основной причиной слабого роста этого экземпляра по сравнению с одно-возрастными экземплярами ясеня американского, произрастающими на поливных участках (рис. 1, 2). Среднегодичный прирост (32.1 (50) см в вы-



Рис. 1.

Рис. 1. Американский ясень, превратившийся в кустарник при неполивных условиях. Высота 0,6 м, возраст 40 лет.



Рис. 2.

Рис. 2. Нормально развитый американский ясень, растущий при поливных условиях. Высота 12 м, возраст 40 лет.

соту) ясеня американского, произрастающего на поливном участке, в двадцать один раз больше прироста (1,6 см) экземпляра, выращенного на неполивном участке. Большая разница в общей высоте деревьев (в поливе—12 м, богаре—0,6 м) и в диаметре их кроны (в поливе 5—6 м, богаре—0,3—0,4 м).

Описанное нами кустовидное дерево вместо одного ствола состоит из семи почти одинаково развитых осевых ветвей высотой в среднем 41,3 см и диаметром 0,6 см. От этих осевых ветвей, начиная чуть выше корневой шейки, отходят 9 ветвей второго порядка (0,3 м длины, 0,1—0,2 см толщины). Все они после отмирания первичного ствола возникли из спящих почек, сидящих на пне, или от корневой шейки и несут 216 веточек третьего порядка (5,07 см длины, 0,004 см в диаметре). Жизнедеятель-

тельность отдельных осей, как это обычно наблюдается у осей всех кустарников [11], продолжалась 15—20 лет, после чего они постепенно отмирали и возобновлялись новые. Эти осевые ветки, несмотря на свой примерно 17-летний возраст, не образуют генеративных побегов*. В силу сухости воздуха и почвы, в отличие от типичных индивидов, у них образуется симподиальное ветвление и по той же причине ежегодно отмирает и выпадает часть ветвей. Таким образом, крона подвергается регулярному обновлению. На данном примере очевидно превращение дерева под влиянием ксерофитных условий в кустарник, у которого существенно сокращается вегетативный период, что является причиной задержки его в ювенильной фазе развития, т. е. из года в год в создавшихся условиях существования исключается генеративная фаза развития. На ветках описанных растений ростовые и листовые почки очень слабо развиты, весной они открываются чуть раньше, и период их развития короче, чем у экземпляров, произрастающих на поливных участках. На кроне ежегодно возникают 159 листьев с основаниями и черенками, длина которых (6,4 см) почти в четыре раза короче и в два с половиной раза уже (1,6 см) листьев экземпляров, произрастающих на орошаемых участках. Незначительны также количества (771) и размер (длина 3,9 см, ширина 1,6 см) их листовых пластинок**. Наблюдается и существенная разница в окраске, жилковании и опушении листовых пластинок. На экземпляре, растущем на неорошаемом участке, листовые пластинки достаточно плотные, кожистые, грубые, снаружи покрыты толстым восковым налетом и значительно отличаются от типичных индивидов темно-зеленой окраской. У экземпляров с неполивного участка черешки листьев по всей длине красного цвета, а с поливных—черешки красноватые лишь у основания. Наблюдаются большие различия и в их корневой системе. От условий местопроизрастания форма корневой системы сильно зарыировала. Из приведенных числовых данных и рисунка (рис. 16) видно, что проекция кроны значительно уступает проекции корневой системы, т. е. корни простираются в почве по площади в ширину до одного метра и значительно превышают проекцию кроны, что не наблюдается у типичного индивида [12]. Корневая система (длина 39*** см, ширина 78 см) как и у кустарников является мочковатой с большим количеством поверхностных корней. Зона корневых волосков тянется по корням на протяжении всего лишь нескольких сантиметров от их верхушек. Корневые волоски (длина 0,15 см, ширина 0,007 см) по числу (6351) почти в два раза больше боковых корней (125 первого, 2517 второго и третьего порядка). Стержневой корень (длина 26 см, ширина 4 см) по величине не превосходит свои боковые разветвления (длина

* У деревьев, растущих на поливных местах, как правило, первое цветение наступает на 10-м году жизни.

** У орошаемого экземпляра взято столько же листьев, которые имели 1163 листовые пластинки. У листьев длина 24,1 см, ширина 12,5 см, а у листовой пластинки длина 9,7 см, ширина 3,4 см.

*** У типичного индивида проникает до 1,5—2 м.

20 см, ширина 4 см) и теряется среди своих равноценно развитых ветвей. На стержневом корне как у некоторых деревьев и кустарников в песчаных пустынях [8, 11] боковые корни отходят (12 см) от двух зон, образуя два яруса. Верхний расположен на глубине 5 см, нижний—20 см (табл. 1).

Таблица 1

Размеры корней в различных зонах

Зоны	По площади, см		Боковые корни			Корневые волоски		
	длина	ширина	число	средняя, см		число	средняя, см	
				длина	ширина		длина	ширина
Верхняя	15,6	91,5	69*	22,2	3,4	2780	0,15	0,005
Нижняя	11,0	112	56	17,8	4,6	2571	0,16	0,008

* В том числе, выше корневой шейки на расстоянии длиной 8—10 см стеблях 16 побочных корней и корневые волоски.

Корни в нижней зоне толще и реже, чем в верхней. В верхней зоне они многочисленны и по длине на одну треть превышают корневые волоски нижней зоны. Боковые корни в среднем по длине превышают корни нижней зоны, а по занимаемой площади и по числу корневых волосков их меньше. Интересно также то обстоятельство, что основание некоторых осей покрыто придаточными корнями с многочисленными боковыми (16, длиной в среднем 20 см, шириной 0,3 м) и корневыми волосками (400, длиной в среднем 0,15 см, шириной 0,004 см). Как известно, у этого вида придаточные корни на стволе и побегах не образуются. Возможно, в данном случае у этого растения развитие подобных корней является приспособительной реакцией [7] для использования в весенний период дождевой и снеговой влаги из поверхностных слоев почвы. Несмотря на это, надземная и подземная части этого индивида содержат очень мало воды. Сравнивая данные их сырого и сухого веса (табл. 2), можно заметить, что содержание воды в них скудно, составляет всего 404 грамм или 39,6%. В результате такого дефицита воды летом происходит падение части листьев и ветвей, благодаря чему сокращается испарение воды в растении, и жизнь их продолжается из года в год. Таким образом, образование мелких листьев и хорошо развитый восковой налет, предохраняющий листья от перегрева, сильное разветвление корня позволяют этой полупустынной форме ясеня переносить жестокое условия водного дефицита.

Для повышения приспособленности к подобным условиям происходили большие изменения и в анатомическом строении (табл. 3). У стебля в верхних, средних и нижних ярусах годовичные кольца с возрастом становятся уже и меньше в диаметре. Например, ширина годовичного

Таблица 2

Содержание воды в надземной и подземной частях ясеня американского, растущего на неполивном участке

Вес, г надземной и подземной частей	Сырой			Сухой						Количество и процент воды над- земной и подземной частей	
	надземные части		корни	надземные части				корни			
	листья	стебли		листья		стебли					
				вес	%	вес	%	вес	%		
1024	212	212	600	48	22,6	165	77,8	407	68	404	39,6.

Таблица 3

Анатомические показатели осевых ветвей и корней ясеня американского, растущего в неполивных условиях

а) Ширина годичного кольца по ярусам

Ширина годи- чно- го коль- ца по ярусам, μ	Показатели по годам от центра к периферии															
	осевая ветка															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Нижний	650	1105	390	244	325	650	195	260	224	130	224	130	208	109	130	104
Средний	715	895	416	1131	149	130	156	130	104	130	195	130	321	104	78	—
Верхний	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	500	450	200	100	100

К о р н и

Нижний	2925	7540	3640	3900	1170	120	105	110	120	80	120	110	65	93	70	—
Средний	3055	6435	4875	650	390	364	75	430	250	200	310	120	113	80	65	—
Верхний	9470	5460	3250	390	910	585	2080	1040	325	520	1235	1950	—	—	—	—

б) количество и тангетальный диаметр сосудов по ярусам

Количество и тангетальный диаметр сосудов	осевые ветви			корни		
	нижний	средний	верхний	нижний	средний	верхний
Количество сосудов на 1 кв. мм	62	99	146	25	80	96
Тангетальный диаметр сосудов, μ	50	50	37	58	66	143

кольца во всех ярусах в первый и во второй год была почти одинаковой, затем до 16-летнего возраста (за исключением 12—13-летнего возраста*) в верхней зоне их ширина постепенно уменьшалась. Такая же раз-

* В эти годы годовое количество атмосферных осадков было больше нормы.

ница была выявлена и в отношении сосудов, по сравнению с нормально развитым деревом [3, 13]. У кустового индивида они оказались в большем числе и с более малым диаметром. В различных ярусах корней также выявлена разница по годам в ширине и в числе сосудов годичных колец. Например, во всех ярусах ширина годичного кольца больше и увеличивается равномерно до третьего года жизни растения*, после чего во всех ярусах она уменьшается. Большое число сосудов имеется особенно в верхнем ярусе.

Изменению подвергались и устьица, число (160) которых на листьях, их диаметр (18 м) и длина (24 м) также сравнительно меньше, чем у нормальных деревьев. Уменьшение диаметра годичных колец, увеличение числа сосудов и устьиц являются теми основными признаками, которые развиваются при неблагоприятных условиях водного режима среды. Параллельно с приобретением кустовой формы происходила и ксероморфизация структурных элементов древесины и листьев. Все перечисленные изменения годичных колец, сосудов как у стебля, так и у корня, по мнению Яценко-Хмелевского [13] и Василевской [2], могут появляться только в тех случаях, где акклиматизированное растение плохо приспосабливается к новым физико-географическим условиям.

В 1969 г. один из экземпляров новой формы мы пересадили на орошаемый участок и вели наблюдения за морфологическими изменениями. Выяснилось, что в течение последних лет у этого экземпляра не наблюдались изменения в сторону одноствольности. Наоборот, в результате обильного увлажнения от шейки корней стали отходить новые оси, увеличились в ширину листья, т. е. он продолжал развиваться как типичный кустарник. В данном случае морфологические изменения, происшедшие в раннем периоде онтогенеза, оказались необратимыми в новых, более нормальных в отношении водного режима условиях существования.

Появление кустарниковой формы обычно рассматривается как результат ксерофитизации среды, осуществляющийся в течение длительной эволюции. На данном примере мы видим появление подобных форм в течение одного онтогенеза, когда растения переживают длительный водный дефицит на раннем этапе индивидуального развития.

Институт ботаники
АН АрмССР

Поступило 26. IV 1972 г.

Հ. Հ. ՄԿՐՏՉԱՆ

ՀՈՂԻ ԶՐԱՅԻՆ ԴԵՖԻՅԻՏԻ ԱԶԴԵՑՈՒԹՅԱՆ ՏԱԿ ԱՄԵՐԻԿԱՆ ՀԱՅԵՆՈՒ ՄՈՏԻՖԱՅԻՆ ՀԱՐԻՏՈՒՄԻ ԿԱԶՄԱԿԵՐՊՄԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա. մ. փ. ո. փ. ո. լ. մ.

Աշխատանքը նվիրված է Երևանի բուսաբանական այգու անջրտի պայմաններում աճող ամերիկյան հացենու անման ռիթմի ուսումնասիրությանը:

* В эти годы, как уже было сказано, растение поливалось.

Պարզվել է, որ կիսաանապատային պայմաններում ոռոգման բացակայությանը կործանման է հասցրել 37 տարի առաջ 2—3 տարեկան հասակում տրեկած այդ տեսակի բազմաթիվ անհատների: Բացառություն են կազմում երկու բույսեր, որոնք իրենց ընդհանուր հաբիտուսով և տերևների մեծությամբ խիստ տարբերվում են ոռոգվող անհատներից: Վերջիններիս տարեկան աճը, ըստ բարձրության ու բնի տրամագծի, քսան անգամ մեծ է անջրտի տեղում աճողներից: Մեծ տարբերություններ կան նաև նրանց ընդհանուր բարձրության ու պսակի տրամագծի միջև: Մեծ փոփոխություններ նկատվում են նաև նրա արմատային սիստեմում: Առանցքային արմատի վրա, ինչպես մի քանի անապատային թփերի մոտ, կողային արմատները հեռանալով կազմում են երկու վերին ու ներքին գոտի: Արմատավզից վերև առանցքային ճյուղերի հիմքում առաջացել են բազմաթիվ արմատներ: Հայտնի է, որ տիպիկ անհատը բնի ու ճյուղերի վրա արմատներ չի առաջացնում: Հնարավոր է, որ նման արմատների առաջանալը հանդիսանում է հարմարվողական ռեակցիա՝ դարձանը հողի վերին շերտերից անձրևի ու ձյան ջրերը լավ օգտագործելու համար: Արմատների փարթամությունը, տերևների փոքրությունը և նրա վրա եղած մոմային շերտի առկայությունը հնարավորություն են տվել ամերիկյան հացենու այդ կիսաանապատային անհատին դիմանալու ջրային դեֆիցիտի դաժան փորձարկմանը: Պայմաններին հարմարվելու հատկությունը բարձրացնելու համար փոփոխվել է նաև նրա անատոմիական կառուցվածքը: Առանցքային ճյուղերի մոտ՝ վերին ու ներքին հարկերում, տարեկան օղակները դարձել են փոքր տրամագծով ու նեղ անոթներով: Խիստ տարբերություններ են նկատվում նաև արմատի տարբեր գոտիների տարեկան օղակների ու նրանց անոթների միջև: Այսպիսով, թփային հաբիտուսի առաջացմանը զուգահեռ ընթացել է նաև նրա փայտանյութի և տերևների կառուցվածքային էլեմենտների քսերոֆիտիզացիա: Թփային ձևի առաջանալը սովորաբար դիտվում է, որպես քսերոֆիտ միջավայրի արդյունք, որն իրականանում է էվոլյուցիայի երկարատև պրոցեսի ընթացքում:

Տվյալ դեպքում մենք տեսնում ենք նոր ձևի առաջացում՝ մեկ օնտոգենեզի ընթացքում, երբ բույսը անհատական զարգացման վաղ էտապում ապրում է երկարատև ջրային դեֆիցիտի պայմաններում:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Алехин В. В., Кудряшов Л. В., Говорухин В. С. География растений (издание второе), М., 1961.
2. Василевская В. К. Анатомо-морфологические особенности растений холодной и жаркой пустынь Средней Азии. Тез. дисс. ЛГУ, 1938.
3. Гзырян М. С. Древесина ясеней, 1950.
4. Дарвин Ч. Происхождение видов (на армянском языке). Ереван, 1936.
5. Келлер Б. А. Основы эволюции растений. М.—Л., 1948.
6. Келлер Б. А. Сов. бот., 2, 1938.
7. Казарян В. О Доклады Ереванского симпозиума по онтогенезу высших растений, Ереван, 1966.
8. Казарян В. О., Хуршудян П. А. Известия АН АрмССР, серия биол. XV, 9, 1962.

9. Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений (на армянском языке). Ереван, 1951.
10. Мкртчян А. О. Питомники декоративных деревьев и кустарников. Гл. 7. Возделанные и возделываемые древесные породы АрмССР (на армянском языке). Ереван, 1962.
11. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений, М. 1952.
12. Травень Ф. И. Лес и степь, 2, 1949.
13. Яценко-Хмелевский А. А. Принципы систематики древесин. Тр. Ботанического института, 5, Ереван, 1948.
14. Rehder A. Manual of Cultivael trees and Shrurs, Hardy in north. America, 1949.