

шинстве случаев зависит от свойств почвы, вида растения, а также от формы и соединений элемента.

Таким образом, воды рек Дебед и Шнох имеют неодинаковый химический состав и по-разному действуют на питательный режим коричневых лесных остепненных почв и содержание НРК в растениях.

На почвах, орошаемых водами, загрязненными промышленными отходами, растения имеют низкое содержание азота, фосфора и калия.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Агробиохимические методы исследования почв. М., 1975.
2. Анализ растений и проблемы удобрения. М., 1964.
3. *Важенин И. Г.* и др. Тез. докл. V делег. съезда ВОИ, вып. 2, Минск, 1977.
4. *Григорян К. В.* Биолог. ж. Армении, 32, 7, 1979.
5. *Григорян К. В., Галстян А. Ш.* Почвоведение, 3, 1979.
6. *Дончева А. В., Колуцков В. Н.* Вести. МГУ, сер. геогр., 5, 1976.
7. *Ройов А. С.* и др. Практикум по агрохимии. М., 1971.
8. Справочная книга по химизации сельского хозяйства. М., 1980.
9. Унифицированные методы анализа вод. М., 1973.
10. *Эдмерт Ф.* В кн.: Анализ растений и проблемы удобрения. М., 1964.
11. *Boynston D., Compton O. C.* Soil Sci., 59, 1945.
12. *Vublinec E.* Acta forest zvoienensis, 4, 1973.
13. *Zoffler A.* Zesako sucast zivotn. prosred. Bratislava, VEDA, 1977.
14. *Malmer N.* AMBJO, 5, 5, 1976.
15. *Mulder D.* Plant and Soil, 2, 1950.
16. *Nemec J.* Ceskos. skad. zemer. ved. Lesnictvi, 4, 5, 1953.
17. *Smith P. F.* Proc. Am. sec. Hort. Sci., 47, 1956.
18. *Tyler G.* Plant and Soil, 41, 2, 1974.

Поступило 11.IV 1986 г.

Биолог. ж. Армении, т. 39, № 6, с. 482—483, 1986

УДК 581.55.633.203

СЕЗОННАЯ РИТМИКА ЛУГОСТЕПНЫХ И АЛЬПИЙСКИХ ФИТОЦЕНОЗОВ АРМЕНИИ

А. Н. ЗИРОЯН, К. Г. АФРИКЯН

Институт ботаники АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — Изучались особенности сезонной изменчивости лугостепной и альпийской растительности Армении. Выделены семь периодов их развития. Установлено, что время закладки цветочных почек и степень их дифференциации в основном определяют сроки и продолжительность вегетационного периода, причем с увеличением высоты местности число видов с заранее заложенными цветочными почками закономерно увеличивается.

Ստուգաթիւ — Ուսումնասիրվել է և Հայաստանի մարզադեղնաօտարափայտաբուսային և ալպյան բուսական հիմնական համակենցոթյունների սեզոնային զարգացման առանձնատեսակները: Առանձնացվել է և ֆիտոցենոզների զարգացման յոթ շրջաններ:

Պարզվել է, որ ծաղկաբողբոքների հիմնադրման ժամանակը և նրանց դիֆերենցման աստիճանը հիմնականում որոշում են վեգետացիոն շրջանի ժամկետները և տեսակները, ի դեպ սեզոնների բարձրության անի հետ արիտաչափորեն տեղում է նախարար հիմնադրված ծաղկաբողբոքներով տեսակների թիվը:

Abstract — Peculiarities of seasonal variability of meadow-steppe and Alpine vegetations of Armenia have been studied. Seven periods of their development have been evaluated. It has turned out that the terms and the duration of vegetation period are mainly determined by the time of flower bud-putting and the degree of their differentiation, moreover the number of species with beforehand put flower buds increases with the increase of the height of the locality.

Ключевые слова: сезонная ритмика, сообщества, фитоценоз, почки возобновления.

Изучение ритмики развития растений различной биоэкологии помогает понять их адаптационную способность к среде обитания, что необходимо как для полной оценки отдельных экологических групп растений, так и выявления закономерностей развития фитоценозов. Оно способствует и решению таких важных проблем, как восстановление истории формирования растительности и ее современный генезис [3, 6, 8—9]. В процессе исследования биопродуктивности нами в течение 1974—1984 гг. изучался ритм сезонного развития основных лугостепных и альпийских фитоценозов Армении: г. Арагац, Вайк, Ширак, Завгезур, Мегри, бассейны оз. Севан и др.

Материал и методика. При фенологических наблюдениях использованы методы, разработанные Шенниковым [11], Бейдеманом [1] и Зайцевым [4]. Для изучения характера перезимовки (состояние листьев, почек возобновления, их расположение по отношению к поверхности почвы и т. д.) осенью и весной растения выкапывали и проводили соответствующие описания. Состояние генеративных почек описывали с помощью бинокулярного микроскопа по Серебрякову [10].

Результаты и обсуждение. Лугостепная растительность в Армении распространена на высоте 1800—2300 м над ур. моря. Лучнее всего она выражена на южном склоне, где поднимается до 2600—2700 м (г. Арагац), на северном склоне она сильно суживается, а в более влажных районах республики почти не проявляется. Здесь формируется в основном умереннохолодный климат. Сумма осадков 600—700 мм, сумма эффективных температур выше 10° составляет 1300—2000°, средняя температура воздуха 5°, а продолжительность безморозного периода 105—160 дней.

Лугостепи отличаются большим разнообразием и нестротой видового состава. Например, на горе Арагац нами зарегистрировано 240 видов цветковых растений, относящихся к 161 роду и 36 семействам [5]. Соотношение степных и луговых форм в этих фитоценозах различное, причем в более низких и ксерофильных местообитаниях преобладают степные элементы, а в высоких и влажных—луговые. В лугостепном поясе растительные формации очень разнообразны, встречаются главным образом злаковые, разнотравные, злаково-разнотравные лугостепи.

Альпийский пояс начинается с высоты 2600—2700 м и достигает 3600 м, выше расположен субнивальный пояс. Климат альпийского пояса отличается суровостью. Среднегодовая температура воздуха—2,7°, количество осадков 700—900 мм, сумма температур выше 10° достигает 900°, а продолжительность безморозного периода 60—85 дней.

Основным типом растительности альпийского пояса являются луга и ковер, которые развиваются на всех более или менее пологих склонах и плато, покрытых мощными мелкоземлистыми почвами горнолугового типа. В связи со сложностью рельефа и экспозиций мезо- и микросклонов растительные формации на небольших растениях резко меняются. При этом сравнительно более сухие местообитания занимают ковровые группировки с преобладанием *Campanula tridentata* или *Chamaescadium acaule*. Эти группировки слагаются из видов *Gnaphalium supinum*, *Pedicularis sibthorpii*, *Astragalus incertus* и др. На наиболее влажных и средневлажных участках *Veronica gentianoides* встречаются группировки с преобладанием *Taraxacum stevenii* и *Sibbaldia parviflora*, слагающиеся в основном из *Ranunculus aragazii*, *Carrum caucasicum*, *Cirsium rhizocephalum*, *Alchemilla grossheimii* и др. Значительную площадь занимают также альпийские луга с преобладанием *Festuca varia*, *F. ovina*, *Nardus glabriculumis*, *Bellordischloa polychroa*, *Carex oreophilla*, *Carex tristis* и др.

Таким образом, сложность и расчлененность рельефа, высота местности и другие физико-географические особенности Армении накладывают отпечаток на характер ритма сезонного развития растений и растительных сообществ. Растительность каждого пояса в течение вегетации проходит ряд периодов развития, что проявляется главным образом в смене аспектов. Известно, что сезонное развитие растений и растительных сообществ протекает в определенном комплексе экологических условий, с изменением которых меняется ритм. Анализ и сравнение климатических показателей с аспектом ценоза позволяет выделить ряд фенопериодов развития.

Ранневесенний. Характеризуется появлением первых цветущих ранневесенних растений. Сюда входят низкорослые, приземистые формы, главным образом эфемеронды, обладающие слабо развитой корневой системой (до 20 см глубины), которые используют тепло приземного слоя воздуха и поверхности почвы, а также влагу верхних слоев почвы. В лугоstepном поясе (10.IV—1.V) зацветают *Merendera raddeana*, *Gagea taurica*, *Puschkinia scilloides*, *Scilla sibirica* и др., в альпийском (25.VI—10.VII) — *Gagea anisanthos*, *Ranunculus aragazii*, *Primula algida* и др. Нами установлено, что эти растения генеративные, почки закладываются и дифференцируются осенью, т. е. в год, предшествующий цветению. Весной в лугоstepных сообществах господствует сингузия ранневесенних эфемерондов, где на 1 м² насчитывается около 200 растений. Ассимиляционная поверхность листьев составляет 0,28 м²/мг, высота эфемерондов 5—10 см, покрывные 20—40%.

Разгар весны. В лугоstepном поясе в этот период (1.V—25.V) ассоциации характеризуются зеленым аспектом с желтоватым фоном от цветущих *Taraxacum officinalis*, *Draba brunifolia*, *Ranunculus polyanthemus*. В альпийском поясе (10.VII—25.VIII) цветут *Chamaescadium acaule*, *Primula algida*, *Taraxacum stevenii* и др. На развивающихся побегах многолетних трав раскрываются ассимилирующие листья, и травостой постепенно зеленеет.

Температура воздуха в этот период низкая. В лугоstepном поясе в среднем она составляет 6,3°, в альпийском—3,6°. Влажность почвы самая высокая: на глубине 0—5, 5—15 и 15—25 см в среднем—49, 41, 33% в лугоstepном и 64, 53, 45%—в альпийском.

Раннелетний. В лугоstepном поясе (25.V—20.VI) общий фон травостоя зеленый. Активизируется процесс развития растений. Зацветают и цветут более высокорослые растения: *Muscari picnanthum*, *Myosotis alpestris*, *Ajuga orientalis* и др.; из кустарников—*Prunus divaricata*, *Juniperus depressa*. В альпийском поясе (25.VII—5.VIII) продолжают цвести *Taraxacum stevenii*, *Chamaescadium acaule*, зацветают *Pedicularis sibthorpii*, *Sedum tenellum* и др. Аспект создают также бутоны *Campanula tridentata*.

Разгар лета. Во всех сообществах лугоstepного (20.VI—25.VII) и альпийского (5.VIII—20.VIII) поясов разгар лета—апогей развития растительности. Цветут основные фоновые растения, отчетливо выделяются основные ярусы фитоценоза. Начинается плодоношение и обсеменение раннелетних растений. В лугоstepном поясе травостой более стойкий, проективное покрытие достигает 80—90%, а высота 50—60 см. На 1 м² насчитывается около 1300 побегов. Листовая поверхность составляет 1,72 м²/м². В сообществах можно выделить 3—4 яруса. Наибольшее количество особей отмечено в коврах—6000—8000 на 1 м², а на отдельных участках оно достигает 9000 [7]. Почти все ковровые группировки имеют покрытие 80—90%, высоту травостоя 10—20 см. В изученных ассоциациях ассимиляционная поверхность листьев составляет 0,86—1,16 м²/м². Фитоценоз двухъярусный.

В лугоstepном и альпийском поясах это время наиболее благоприятного сочетания климатических факторов. Среднемесячная температура воздуха в июле—августе в лугоstepном поясе достигает 17—18°, в альпийском 8—9°, а максимум ее соответственно 32 и 21°; максимальная температура поверхности почвы 66 и 55°.

Раннеосенний. В лугоstepных (25.VII—25.VIII) и альпийских (20.VIII—5.IX) сообществах у большинства растений начинают созревать семена, появляется осенняя окраска листьев.

Осенний. В лугоstepном (25.VIII—15.X) и альпийском (5.IX—20.IX) поясах вся растительность принимает осеннюю окраску. Начинается массовое обсеменение и отмирание надземных частей растений. У некоторых лугоstepных и альпийских растений (*Taraxacum officinale*, *T. stevenii*, *Lotus caucasicus*, *Campanula tridentata*) нередко наблюдается вторичное цветение. Оно осуществляется за счет цветочных почек следующего года, которые закладываются уже в данном году [2].

Позднеосенний. Надземные органы большинства лугоstepных и альпийских растений отмирают. Нередко встречаются растения с зимующими зелеными листьями, которые обычно не создают фона.

Как свидетельствуют данные таблицы, сроки прохождения фазы цветения и продолжительность вегетации в значительной степени зависят от времени заложения генеративных органов и степени развития цветка в почке.

Биоморфологические показатели лугостепных и альпийских растений

Название растений	Заложение ге- неративных органов	Степень раз- вития почка в почке	Характер перези- мовки	Продолжитель- ность периода, дни	
	переходом на зиму			до пле- тения	вегета- ция
Л у г о с т е п н ы е					
<i>Astragalus aureus</i> Willd.	Цветочных почек не за- кладываются	Цветок не дифферен- цирован	И	60	120
<i>Astragalus lagurus</i> Willd.			И	58	120
<i>Dactylis glomerata</i> L.			О	52	110
<i>Daphne transcaucasica</i> Pobed.			В	55	135
<i>Potentilla recta</i> L.			О	42	125
<i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim.			И	41	109
<i>F. vulgaris</i> Moench.			И	43	112
<i>Verbascum cheiranthifolium</i> Boiss.			З	52	130
<i>Nepeta pannonica</i> L.			О	47	127
<i>Hypericum perforatum</i> L.			И	42	117
<i>Betonica orientalis</i> L.			О	68	118
<i>B. grandiflora</i> Willd.			О	57	115
<i>Juniperus depressa</i> Stev.					
<i>Salvia nemorosa</i> L.	Соцветие за- кладывается	Цветок диф- ференциро- ван	В	34	—
			З	37	122
<i>Trifolium trichocephalum</i> Bieb.		Цветок не дифферен- цирован	О	36	102
<i>T. alpestre</i> L.	О		33	105	
<i>Helichrysum armenum</i> DC.	И		32	114	
А л ь п и й с к и е					
<i>Campanula tridentata</i> Schreb.	Соцветие заложились	Цветок диф- ференциро- ван	О	22	74
<i>Taraxacum stevenii</i> DC.			О	14	68
<i>Veronica gentianoides</i> Vahl.			О	16	67
<i>Primula algida</i> Adam			О	10	60
<i>Ranunculus aragazii</i> Grossh.			О	17	42
<i>Sibbaldia semiglabra</i> C. A. Mey.			И	15	65

Примечание: З—имеют с зелеными листьями; И—с недоразвитыми; О—отмирающими; В—вечнозеленые растения.

По степени сформированности и дифференциации цветков перед уходом на зиму изученные растения подразделяются на следующие группы: растения, у которых перед уходом на зиму цветочные почки вообще не закладываются; цветочные почки закладываются, но не дифференцируются; цветочные почки дифференцируются до конца вегетационного периода.

По биоморфологическим особенностям перезимовки: виды, листья которых в конце вегетации отмирают; растения, зимующие с молодыми, недоразвитыми листьями, типично вечнозеленые растения.

Из 17-ти изученных лугостепных растений 12 осенью успевают сформировать лишь вегетативную часть побега будущего года, у 5-ти формируется полностью и вегетативная, и генеративная сферы. Растения первой группы—для цветения потребовалось 41—68 дней при продолжительности всего вегетационного периода 109—135 дней, а второй—соответственно 32—37 и 102—122 дня.

Данные о степени сформированности и дифференцированности цветка у ряда альпийских растений горы Арагац приводятся в работе Вос-

каюна [2]. Установлено, что подавляющее большинство видов альпийских растений закладывает цветочные почки в год, предшествующий цветению, т. е. перед уходом под снег. Это является хорошим приспособлением, обеспечивающим завершение цикла развития в условиях укороченного вегетационного периода. Для цветения этих растений требуется 10—22 дня, а весь вегетационный период составляет 60—74 дня.

Таким образом, с увеличением высоты местности сокращаются продолжительность вегетационного периода и сроки прохождения фенологических фаз развития, задерживается наступление фаз развития, особенно начало вегетации и, наоборот, удлиняется период зимнего покоя растений. Разница в сроках прохождения фенологических фаз более наглядна весной и летом, причем в луговом и альпийском поясах разгар цветения и апогей развития травостоя наблюдаются летом и совпадают с наиболее благоприятными сочетаниями климатических факторов. С увеличением высоты местности над уровнем моря число видов с заранее заложенными цветочными почками закономерно увеличивается, причем закладка цветочных почек и степень их дифференциации в основном определяются временем цветения и продолжительностью периода вегетации.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Бейдеман И. И. Методика изучения растений и растительных сообществ. 153, Новосибирск, 1974.
2. Восканян Е. И. Бот. журн., 1, 2, 257—265, 1966.
3. Гиджаев В. Д. Динамика и производительность растительных формаций высокогорья Большого Кавказа, 105, Баку, 1974.
4. Зайцев Г. И. Фенология травянистых многолетников, 150, М., 1978.
5. Зироян А. И. Биолог. ж. Армении, 36, 3, 212—218, 1983.
6. Лукина И. А. В сб.: Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья, 24—43, Новосибирск, 1977.
7. Наршли С. Г. Проблемы ботаники, 8, 231—245, 1966.
8. Нахуцишвили Г. Ш. Автореф. канд. дисс., Тбилиси, 29, 1960.
9. Работнов Т. А. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. III, геобот. 6, 7—204, 1950.
10. Серебряков Н. Г. Морфология вегетативных органов высших растений, 391, М., 1952.
11. Шенников А. П. Тр. Вологодск. обл. с.-х. опытн. станции, 2, 5—21, 1927.

Поступило 29.III 1985 г.

Биолог. ж. Армения, т. 39, № 6, стр. 489—492, 1986 УДК 547.953+611.35+616.839.6

СПЕКТР ФОСФОЛИПИДОВ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ФРАКЦИИ ПЕЧЕНИ БЕЛЫХ КРЫС НА ФОНЕ ДВУСТОРОННЕЙ ПОДДИАФРАГМАЛЬНОЙ ВАГОТОМИИ

Э. А. АВАКЯН, Л. М. ОВСЕПЯН, К. Г. КАРАГЕЗЯН

Ереванский государственный медицинский институт,
Институт биохимии АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — Изучена динамика содержания фосфолипидного спектра митохондриальной фракции печени белых крыс после двусторонней поддиафрагмальной ваготомии. Первая неделя постоперационного периода