

О ВЛИЯНИИ КОРНЕОБЕСПЕЧЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ НА ФОРМИРОВАНИЕ ДЕРЕВЬЕВ БУКА С РАЗЛИЧНОЙ ИНТЕНСИВНОСТЬЮ РОСТА

П. А. ХУРШУДЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

Показано, что внутренние и внешние изменения, происходящие в ходе развития древостоев, по-разному влияют на корнеобеспеченность деревьев, внешне проявляясь в различиях в росте по высоте и толщине. Если в молодом возрасте низкая корнеобеспеченность листьев является следствием того или иного внешнего фактора, влияние которого носит временный характер, то не исключено, что со временем корнеобеспеченность может улучшиться и в среднем возрасте деревья обгонят индивидуумы, интенсивно растущие в молодом возрасте. Когда низкая корнеобеспеченность листьев носит эндогенный характер, деревья в ходе развития древостоев постепенно гибнут.

Յույն է տրված, որ ծառուտի զարգացման ընթացքում տեղի ունեցող ներքին և արտաքին փոփոխությունները չորովի են ազդում առանձին ծառերի արմատապահովման վրա, որի արտաքին արտահայտվածությունը դրսևորվում է նրանց լայնակի և երկայնակի աճի տեմպով: Իյն երիտասարդ հասակում ծառի մոտ տերևների ցածր արմատապահովմանությունը արտաքին որևէ զործոնի հետևանք է և կրում է ժամանակավոր բնույթ, ապա բացառված չէ, որ այն հետագայում կարող է առաջադիմել և միջին տարիքում աճով անցնել երիտասարդ տարիքում արագ աճ ջուցարբրած ծառերից: Այն դեպքում, երբ տերևների ցածր արմատապահովմանությունը տվյալ ծառի մոտ կրում է էնդոգեն բնույթ, ապա նման անհատները ծառուտի հետագա զարգացման ընթացքում աստիճանաբար չորանում են:

A conclusion has been made that the inner and outer changes effect on the rootprovision of different trees in diverse ways being observed in the difference in growth by height and thickness. If the low rootprovision of the young-aged leaves is a result of one or another external factor the influence of which is of a temporary character then it is not excluded that the rootprovision may be gradually increased and the middle-aged trees may overtake those having had a very intensive growth in the young age. When the low rootprovision of leaves is of endogenic character the trees may be gradually destructed.

Бук восточный—корнеобеспеченность.

Процесс естественного самоизреживания леса, наряду с рядом других причин, является результатом конкурентных взаимоотношений между деревьями, приводящим к регулированию густоты древостоев происходящей в неразрывном единстве вида и внешней среды. С возрастом древостоя, вследствие изменения микросреды и проявления наследственных свойств деревьев, формируются биологические группы непосредственно взаимодействующих особей различного класса роста, т. е. начинается самоизреживание древостоя, при котором выпадают отдельные деревья, преимущественно индивидуумы низких классов роста [7].

При определении класса роста обычно исходят от габитуса деревьев и ранга господства их в древостое, игнорируя при этом характер развития корневых систем. Между тем, как известно, целостность расти-

тельных организмов и их развитие обусловлено степенью интеграции полярно расположенных метаболических органов—листьев и корней, где определяющая роль принадлежит физиологически активным корням [2].

В опытах по изучению корнелистового соотношения у бука восточного [1] было выявлено существенное сокращение корнеобеспеченности листьев у старовозрастных деревьев. Одновременно на примере 20-летних деревьев в тополя канадского, отличающихся интенсивностью роста, было показано [1], что даже в молодом возрасте затухание роста растений является следствием возникновения корневой недостаточности листьев. Причем морфологическое выражение затухания роста и отмирания молодых деревьев идентично всем проявлениям, присущим онтогенетически старым отмирающим деревьям [3].

Задача настоящей работы состояла в выявлении связи между ростом и корнеобеспеченностью листьев габитулярно разноразвитых одно-возрастных деревьев бука восточного, т. е. деревьев разного класса роста.

Материал и методика. Опыты проводили в 22 квартале Ноемберянского лесхоза АрмССР, где после проведения постепенных рубок (1956 г.) сформировался хороший молодняк. Подобная площадь заложена на высоте 1250—1300 м над ур. моря, экспозиция СВ, крутизна склона 15°. Почвы—горно-лесные коричневые, снежные, мощные, суглинистые.

Морфологическая характеристика генетических горизонтов: A_0 (0—6 см)—лесная подстилка, сверху слежавшаяся, внизу разложившаяся, пронизана гифами грибов; A_1 (6—20 см)—темно-коричневый, тяжелосуглинистый, влажный, мелкокомковатый структурный, в обилии корни деревьев; A_2 (20—35 см)—буро-коричневый, суглинистый, корни деревьев в обилии, переход постепенный; B_1 (36—46 см)—коричневый, структурноразличный, свежий, зернистоореховатый; B_2 (46—126 см)—светло-коричневый, глинистый свежий. Корни деревьев с глубиной встречаются редко. C (ниже 126 см)—желто-серый, глинистый бесструктурный.

Тип леса—мертвопокровная бучина. Состав $9 \text{ БГр} + K_1$. Возраст древостоя 30—40 лет (II класс), полнота 1,0, сомкнутость крон 100%, средняя высота дерева 10,0; средний диаметр 6,0 см. Число деревьев на 1 га—4600 шт, запас древесины—60 куб. м.

Для изучения особенностей роста и корнеобеспеченности листьев в качестве моделей были выбраны два растущих рядом 30-летних габитулярно разноразвитых дерева бука восточного.

При выборе пробной площади и модельных деревьев руководствовались лесотаксационной методикой [1, 10]. Ход роста определяли по общепринятой методике [8]. Изучение корневой системы проводили по комбинированному методу траншей и сухой раскопки [5], а учет активных корней—по методу, рекомендованному Орловым [9]. Корнеобеспеченность листьев определяли путем деления массы активных корней на общую площадь листьев. Последнюю учитывали методом высевок [6] и отпечатков

Результаты и обсуждение. Как видно из данных (табл. 1), при одинаковом возрасте в модельных деревьях разница в высоте составляет 3,3 м, в диаметре—3,7 см, а в проекции крон—1,3 м².

Анализ хода роста деревьев выявил (табл. 2), что у слаборастущего дерева отставание в росте имеет место до 15-летнего возраста, в дальнейшем темп роста несколько нарастает и в промежутке 25—30 лет текущий прирост в высоту достигает такого же интенсивно растущего дерева. При этом прирост по диаметру продолжает оставаться значи-

тельно ниже, что и приводит к формированию почти в семь раз меньшей массы ствола, чем у хорошо растущего дерева.

Приведенные данные являются наглядным подтверждением того положения, что отдельные деревья в силу многообразных внутренних и внешних причин, происходящих в древостое, в разные периоды жизни проявляют разный темп роста, меняя свои места по классам роста.

Таблица 1. Характеристика модельных деревьев

Интенсивность роста деревьев	Показателя габитуса деревьев					
	высота, м	диаметр на 1,3 м, см	расстояние (м) до первой		проекция кроны, м ²	высота кро- ны, м
			сухой ветви	живой ветви		
Хорошорастущие	10.3	6.8	6.2	7.3	6.1	4.0
Слаборастущие	7.0	3.1	4.0	4.1	2.8	3.0

Изучение корнесобеспеченности листьев показало (табл. 3), что у слаборастущего дерева число листьев более чем в два раза меньше, а средняя площадь одного листа на 5,4 см² больше по сравнению с аналогичными показателями хорошо растущего дерева. Отмеченные различия свидетельствуют о тепловой структуре листьев слаборазвитого дерева, крона которого значительно подавлена растущими рядом деревьями. Наблюдаются различия и в корнях, общая масса которых у слаборастущего дерева в 3,7 раза, а физиологически активных корней (диаметром до 1,0 мм) в 2,4 раза меньше, чем у хорошо растущего индивидуума. Сопоставление массы активных корней и площади листьев выявило, что во втором классе роста корнесобеспеченность у интенсивно растущего дерева в 1,6 раза выше по сравнению со слаборастущим деревом. По всей вероятности, в первом классе возраста (15—20 лет) это различие было еще более выраженным.

Как показали исследования [4], проведенные на том же участке, в клеточном соке интенсивно растущего дерева бука содержание сухих веществ выше на 68,8%, а золы—на 33,3% по сравнению с угнетенным экземпляром. В клеточном соке свободно растущего дерева содержание органического фосфора и общего азота выше соответственно на 15,1 и 11,1%, а содержание аминокислот—на 69,5%, что связано с более обильным поступлением в корневую систему листовых ассимилятов, в первую очередь сахаров, обеспечивающих их интенсивный рост и метаболическую деятельность. Характерны также данные о ферментативной активности пасаки, в частности, пероксидазной и каталазной, которая выше у хорошо растущего дерева соответственно в 1,92 и 1,34 раза. Обнаружено также существенное различие в активности эндогенных стимуляторов роста в пасоке: у интенсивно растущего дерева суммарная активность ауксинов выше на 117%, а ингибиторов—ниже на 63%. Число цитокининовых компонентов в пасоке идентично, однако их суммарная активность различна и выше в пасоке слаборастущего дерева, что, вероятно, и обеспечивает их рост в условиях жесткой борьбы за свет и жиз-

Таблица 2. Ход роста модельных деревьев, по пятилетним возрастным этапам

Возраст, лет	Хорошо растущее дерево								Слаборастущее дерево						
	высота, м	диаметр, см	объем, м ³	прирост по высоте, м		прирост по диаметру, см		высота, м	диаметр, см	объем, м ³	прирост по высоте, м		прирост по диаметру, см		
				средн.	текущий	средний	текущий				средний	текущий	средний	текущий	
5	1.65	0.40	0.00006	0.33	0.33	0.08	0.08	0.50	—	—	0.10	0.10	—	—	
10	3.5	1.50	0.0006	0.35	0.37	0.15	0.22	1.0	—	0.00009	0.10	0.10	—	—	
15	6.0	3.0	0.0023	0.40	0.50	0.20	0.30	2.20	0.7	0.0001	0.15	0.24	0.05	0.05	
20	7.80	4.80	0.0081	0.39	0.36	0.24	0.36	3.75	1.6	0.0007	0.19	0.31	0.08	0.18	
25	9.50	5.95	0.0127	0.38	0.31	0.24	0.23	5.50	2.5	0.0017	0.22	0.33	0.10	0.18	
30	10.33	6.8	0.0183	0.37	0.28	0.22	0.17	7.0	3.1	0.0027	0.23	0.30	0.10	0.12	

Таблица 3. Корнеобеспеченность листьев бука восточного с различной интенсивностью роста

Интенсивность роста деревьев	Число листьев	Средняя площадь листа, см ²	Общая площадь листа, дм ²	Масса корней (г) по фракциям толщины (мм)				к ринной лень (ниже корневой шейки)	Корнеобеспеченность листьев, вес корней до 1мм (мг)	
										площадь листьев, дм ²
				0.1—0.5	0.6—1.0	1.1—2.0	2.1 более*			
Хорошо растущее	12073	23.7	2861.3	335.6	564.1	993.5	21.650	15.750	314.4	
Слаборастущее	5753	28.3	1527.1	110.1	227.4	477.6	4.00	5.2.0	221.0	

* Масса корней диаметром больше 2 мм и пня приведено в кг

ненное пространство в лесном фитоценозе. Показано [4], что на фоне ослабления общей поглотительной и метаболической деятельности корней угнетенного дерева имеет место усиление в них процессов синтеза цитокининов и ингибиторов роста. Первые, перемещаясь по ксилеме в терминальные почки, способствуют усилению надземного роста, а вторые ограничивают развитие корней. В результате подобных адаптивных реакций угнетенные деревья способны конкурировать со свободно растущими в борьбе за свет и жизненное пространство.

Поперечный рост ствола, как известно, во многом обусловлен количеством транспортируемых по стволу листовых ассимилятов [6]. В силу различных причин одни особи в древостое формируют более развитую крону, обильно обеспечивающую корни листовыми метаболитами, другие же, вследствие слабого развития, транспортируют меньшие ассимилятов, тем самым задерживая поперечный рост ствола и развитие корневой системы. Это является одной из внутренних причин, вызывающих нарушение корнеобеспеченности листьев и приводящих к затуханию надземного роста растений.

Можно предположить, что если корнеобеспеченность листьев и интеграция корнелистовой взаимосвязи у слаборастущего дерева под воздействием того или иного фактора усиливается, то оно со временем может обогнать ныне хорошо растущее дерево и уживется в древостое. Если же тенденция усиления прироста носит временный характер, то, разумеется, отставание в корнеобеспеченности листьев будет возрастать, приводя постепенно к усыханию дерева, т. е. самоизреживанию древостоя.

Резюмируя вышесказанное, можно прийти к заключению, что одна из причин формирования в насаждениях деревьев с различными темпами роста кроется в различии их корнеобеспеченности, обусловленном уровнем взаимосвязи между полярно расположенными метаболическими органами — листьями и корнями. Корнеобеспеченность отдельных деревьев в различные периоды жизни в силу внутренних и внешних причин может меняться, приводя к изменению внешнего проявления активности внутренних жизненных процессов — роста деревьев. Управлять этим процессом возможно целенаправленным проведением рубок ухода (как верховых, так и низовых), создавая благоприятные внешние условия для деревьев, слагающих данный древостой.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анучик Н. А. Лесная таксация. 389, М., 1977.
2. Казарян В. О. Старение высших растений. 361, М., 1969.
3. Казарян В. О., Хуршудян П. А. Общие закономерности роста и развития растений. 78—91, Вильнюс, 1965.
4. Казарян В. О., Дагтян В. А., Арутюнян Р. Г. Тр. Ин-та ботаники: Леса и лесоразведение в Армянской ССР. 22, 50—61. Ереван, 1987.
5. Колесников В. А. Методы изучения корневой системы древесных растений. 341, М., 1972.

6. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растениях. 298. М., 1976.
7. Ничипорович А. А., Строганова А. Е., Чмора С. Н., Власова М. П. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. 352. М., 1961.
8. Орлов М. М. Лесная таксация. 589. Л., 1953.
9. Орлов Л. М. Бюлл. МОИП, отд биол. 63—85, 1958.
10. Сергеев П. И. Лесная таксация. 431. М—Л., 1953.
11. Хуршудян П. А., Германян Н. М. Докл. Ереванск. съезд. по онтогенезу высших растений. 280—288, Ереван, 1966

Поступило 12.XII 1989 г.

Биолог. журн. Армении, № 7. (43). 1990.

УДК 633.11.582.001.4

ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ У АЛЛОТЕТРАПЛОИДНЫХ ПШЕНИЦ, СИНТЕЗИРОВАННЫХ ИЗ ДИПЛОИДНЫХ ОДНОЗЕРНЯНОК. I. ФОРМООБРАЗОВАНИЕ У АЛЛОТЕТРАПЛОИДА *Triticum monococtum* L. X

T. urartu Thum. ex Gandil.

П. А. ГАНДИЛЯН, А. С. ПЕТРОСЯН

Армянский сельскохозяйственный институт, Ереван

Методом экспериментальной полиплоидизации и с помощью колхицина синтезирован аллотетраплоид *Triticum monococtum* L. X *T. urartu* Thum. ex Gandil. Показано, что формообразовательный процесс изучаемого гибрида во втором и последующих поколениях протекает бурно, с получением разнообразных форм. Выделены продуктивные формы с неломким колосом, которые будут размножаться в качестве крупяной культуры.

Ստանձնաբերիկ է ձևագոյացման պրոցեսը ալլոտետրապլոիդ *T. monococtum* X *T. urartu* Thum ex Gandil. փրրիդի երկրորդ (F_2) և հետագա սերունդներում: Պարզվում է, որ այն նշված սերունդներում շատ բույս է ընթանում: Հետքված են չկտրվող պրոդուկտիվ մեներ, որոնք բազմացվում են ձախարային կուլտուրայի նպատակով:

The allotetraploid *T. monococtum* x *T. urartu* Thum ex Gandil. is synthesized by the method of experimental polyploidization and by means of colchizin.

It has been observed that the formation process of the studied hybrids is rapid in the second and following generations with orientation of various forms. Productive forms with unbrittly ear going to be propagated are isolated.

Амфиглоид—амфидиплоид—аллотетраплоид

В современной генетике и селекции значительное место отводится вопросам отдаленной гибридизации, полиплоидии как методам коренной реконструкции растений. Отдаленной гибридизацией и полиплоидизацией решаются также фундаментальные вопросы филогении и проис-