

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ  
ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ  
Հ Ա Ն Դ Ե Ս

БИОЛОГИЧЕСКИЙ  
Ж У Р Н А Л  
АРМЕНИИ

Հայաստանի կենսաբանական հանրագիտությունների և Զոոլոգիական Գիտությունների ակադեմիայի Կենտրոնական Կարգադրում և Խաղաղման բաժնարանի, կենսաբանական ֆիզիոլոգիայի, կենսաֆիզիոլոգիայի, մասնագիտության, գենետիկայի և բնական պահպանման կենտրոններում աշխատողների վերաբերյալ

Բանաձևերը պահվեն է. և և. 40 է.: Բանաձևերը պահվում են Ստանդարտի բաժնի բանաստեղծներում:

«Биологический журнал Армения» — научный журнал, издаваемый на армянском языке Арммянской ССР, публикует оригинальные статьи по ботанике, зоологии, физиологии, анатомии, биофизике, а также по другим разделам биологии и армянской биологии.

Подписная цена по год в руб. 10 коп. Подписку на журнал можно заказать во всех отделениях Союзпечати.

Խմբագրական կոլեգիա է. Գ. Աֆրիքյան (պատվոգր խմբագիր), Ս. Մ. Աֆրիքյան, Վ. Ն. Արսևյան, Յու. Ս. Արհամանյան, Հ. Կ. Բաղդասարյան, Մ. Ա. Գալստյան, Ճ. Ի. Զարգարյան, Ե. Ս. Զարգարյան (պատվոգրական անդամներ), Ս. Մ. Զարգարյան, Վ. Հ. Կարաբյան, Յ. Ա. Ղանդղյան, Կ. Գ. Կարաբյան, Ս. Ս. Սաֆարյան (պատվոգր խմբագրի տեղակալ)

Խմբագրական խորհուրդ՝ է. Գ. Աֆրիքյան (խմբագրաժ), Ն. Ն. Արհամանյան, Վ. Ն. Արսևյան, Հ. Ս. Արհամանյան, է. Ս. Կարաբյան, Ա. Ա. Գալստյան, Ա. Հ. Կարաբյան, Կ. Գ. Կարաբյան, Վ. Հ. Կարաբյան, է. Ս. Կարաբյան, Ա. Ա. Սաֆարյան, Ս. Ս. Կարաբյան, Կ. Ս. Կարաբյան:

Редакционная коллегия: Э. Г. Африкян (главный редактор), Ш. М. Арамян, В. Е. Аветисян, Ж. И. Акопян, Ю. С. Алексанян, Е. С. Арутюнян (ответственный секретарь), Р. М. Арутюнян, С. Г. Багдасарян, П. А. Галстян, М. А. Давтян, В. О. Казарян, К. Г. Карабегян, С. С. Карабегян (заместитель главного редактора).

Редакционный совет: Э. К. Африкян (председатель), А. С. Аветян, Ы. Ш. Агабегян, Н. Н. Ахромовский, Э. Ш. Габриелян, А. А. Галоян, Л. С. Гамбарян, А. А. Матвеевич, М. Г. Оганесян, Л. Л. Осипян, К. С. Погосян, А. А. Тавтаджян, П. А. Хурцумян, М. Х. Чапалаян.

Технический редактор А. А. Азизбекян

Տպագրվել է ըստ 30.08.90: Կազմակերպությունը պատկերացրել է 12 էջերի  
թուղթ № 2, 70X108<sup>1/2</sup>: Կազմակերպությունը պատկերացրել է 12 էջերի  
Մուղ. լուս. 6,7: Կազմակերպությունը պատկերացրել է 12 էջերի  
Արտատպատեղանք: 3750:9, Երևան, պր. Մարշալ Բաղրամյան, 24-րդ հասցե:

Издательство Академии наук Армянской ССР, Ереван,  
пр. Маршала Баграмяна, 24-г.  
Телефон Издательства АН АрмССР, Ереван-9,  
пр. Маршала Баграмяна, 24.

Բ Ո Վ Ա Ն Դ Ա Կ Ո Ւ Ք Յ Ո Ւ Ն

Ղազարյան Վ. Ս. Արմատատերեալին ինտեգրացիայի մակարդակի բարձրացումը կած-  
կատերմերի շիմնական կենսաձևների էվոլյուցիայի բնթացքում . . . . . 543

Խուրջույան Պ. Ա. Տարբեր ինտենսիվությամբ սնող հաճարի ծառերի ձևավորման  
դորձում տերեւների արմատապահովվածության մասին . . . . . 554

Ղանդիլյան Պ. Ա., Պետրոսյան Ա. Ս. Չեղջուկային պրոցեսները միահատիկ դիպլո-  
դեց սինթեզված ալլոտերապոլիդ ցորենի մոտ: Ալլոտերապոլիդի *Triticum*  
*uroreococcu* L. x *T. tataru* Thum. ex Candil ձևազոյացումը . . . . . 559

Ռևազյան Ռ. Գ., Հայրապետյան Է. Ա. Գիլիջանի արգելանոցի անտառներում քիմիա-  
կան էլեմենտների շրջանառության հարցի շուրջ . . . . . 565

Պապիկյան Ն. Ա. Արարատյան զոոգենոլոգի կիսաանապատային գոտու միամյա բույ-  
սերի ջրային ուժերի հարցի շուրջ . . . . . 570

Ազադանյան Ա. Մ., Ղազարյան Մ. Խ. Առվույտի սերմատվությունը ազատ փոշոտման  
և ինքնափոշոտման դեպքում . . . . . 574

Սարգսյան Գ. Մ., Խուրջույան Ն. Պ. Եզրպտացորենի և սորգոյի ցողունների արխի-  
տեկտոնիկան . . . . . 578

Գաղապատյան Մ. Գ., Սարախանյան Մ. Ա. Հիդրոպոնիկայի պայմաններում փետրափոր  
կաշանիտի մեջ դարաղանյութերի և կատեխինների կուտակման դինամիկայի  
մասին . . . . . 584

Աիմանյան Ս. Ա. Նյութեր Շիրակի (Հայկական ԽՍՀ) միկոբիոտայի վերաբերյալ . . . . . 587

Թախախչյան Մ. Գ., Նանգոսյան Ա. Գ. Նոր միկոբիոտային գոտաները Հայաստանից . . . . . 592

ՀԱՄԱՌՈՍ ՀԱՂՈՐԳՈՒՄՆԵՐ

Ավետիսյան Վ. Ն. *Brassicaceae* ընտանիքի նոր ենթաընդային տարածներ . . . . . 601

Պետրոսյան Ռ. Ս. Հայաստանի հաճարկուտների կառուցվածքի շիմնական գծերը . . . . . 603

Տեր-Ղազարյան Կ. Ա., Շաբաթյան Մ. Ի. Գիլիջանի պետարգելանոցի կաղնուտների  
ընկան վերականգնման մասին . . . . . 605

Մոզիսյան Գ. Գ. Մոզորական սոճու ֆիտոմասսան Ապարանի շրջանի անտառային  
կուլտուրաների մեջ . . . . . 608

Ներսեսյան Գ. Շ., Շուր-Սաղապարյան Է. Յ. Շյուրախոտի (*Festuca sulcata* Hack.)  
ինդիկացիոն դերի փոփոխման մասին Հայկական ԽՍՀ առփաստանային գոտում . . . . . 611

Ասատրյան Մ. Յա. *Eucromis punctata* L. Herit տեսակը նրեանի բուսաբանական  
այգու փակ գրուներում . . . . . 613

Սալում Մ. Ա. Աուրախների և ինֆրիտորների ակտիվության օնոտգենետիկ փոփո-  
խականությունը տարբեր վաղաճատություն ունեցող պոմիդորի տեսակների մոտ . . . . . 616

Ավազյան Ա. Ր., Սանակյան Ա. Գ. Վիրուսային շիվանդությունների ազդեցությունը  
կարտոֆիլի օնոտգենետիկ զարգացման և բերքառատության վրա . . . . . 620

Ռայիկ Ի. Խաղիլյա, Կուրազյույան Գ. Մ. Արիկյան Է. Գ., Սպիրոյինա միկոբիո-  
մոտի անճեման պայմանների օպտիմիզացիան . . . . . 623

ՌԵՖԵՐԱՏՆԵՐ

Իսրահելյան Ա. Խ. Արևանի և Արարատյան հարթավայրի այլ բնակավայրերի կանաչ  
տնկարների միկրոմիջատների տեսակային կազմը . . . . . 626

ԽՐՈՒՆԻԿԱ

ԱՆՆԱ ՍԵՄՅՈՆԻ ՇԻՒՅԱՆ (1905—1990) . . . . . 628

## СОДЕРЖАНИЕ

Казарян В. О. Повышение уровня корневостебловой интеграции в ходе эволюции основных жизненных форм покрытосеменных	543
Хуршудян Н. А. О влиянии корневобеспеченности листьев на формирование листьев бука с различной интенсивностью роста	554
Гандилян П. А., Петросян А. С. Формообразовательные процессы у аллотетраплоидных пшениц, синтезированных из диплоидных однозернянок. I. Формообразование у аллотетраплоида <i>Triticum monogocum</i> L. × <i>T. intermedium</i> ex Gandl.	559
Ревазян Р. Г., Айрапетян Э. А. К вопросу о круговороте химических элементов в лесах Дилижанского заповедника	565
Поликьян Н. А. К вопросу о водном режиме однолетних растений полупустынной зоны Араратской котловины	570
Асвджакян А. М., Казарян М. Х. Семенная продуктивность люцерны при свободном опылении и самоопылении	574
Саркисян Г. М., Хуршудян Н. П. Архитектоника стеблей <i>Zizania L. Sargolium vulgare</i> L.	578
Додаянова М. Д., Бабоханян М. А. О динамике накопления дубильных веществ и катехинов в казанном перистом в условиях гидропонии	584
Симонян С. А. Материалы к микобиоте Ширака (Армянская ССР). Ржавчинные грибы (пор. <i>Uredinales</i> )	587
Талалачьян М. Г., Нанаголюян С. Г. Новые для Армении таксоны грибов	592

### КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Аветисян В. Е. Новые надродовые таксоны сем. <i>Brassicaceae</i>	601
Петросян Р. С. Основные черты строения букьянок Армении	603
Тер-Газарян К. А., Шарбатян М. И. О естественном возобновлении в дубравах Дилижанского госзаповедника	605
Мамедян Г. Г. О фитомассе сосны обыкновенной в лесных культурах Апаранского района	608
Нерсисян Г. Ш., Шур-Багдасарян Э. Ф. Об изменении индикационной роли тимофеевки ( <i>Festuca sulcata</i> Hack.) в степном поясе АрмССР	611
Асатрян М. Я. <i>Eucotis punctata</i> L'Hér. в условиях закрытого грунта Ереванского ботанического сада	613
Салум М. А. Об онтогенетической изменчивости активности ауксинов и ингибиторов у различных по скороспелости сортов томата	616
Авакян А. Б., Саакян А. Д. Влияние вирусных болезней на онтогенетическое развитие и продуктивность растений картофеля	620
Рашик И., Хаддад, Карагезян Г. М., Африкян Э. К. Оптимизация условий выращивания микроводоросли <i>Спирulina</i>	623

### РЕФЕРАТЫ

Барсегян А. Х. Видовой состав микромитозов зеленых насаждений Еревана и других населенных пунктов Араратской равнины	626
--	-----

### ХРОНИКА

Дниа Семеновна Шхиян (1905—1990)	628
----------------------------------	-----

## CONTENTS

<i>Kazarian V. O.</i> Increase of the Level of Root-Leaf Integration during the Evolution of the Main Vital Forms of Angiosperms . . . . .	543
<i>Khurshudian P. A.</i> About the Influence of Rootprovision of Leaves on the Formation of Beech Trees with Different Growth Intensity . . . . .	554
<i>Gandilian P. A., Petrosian A. S.</i> The Formation Processes of Allotetraploide Wheats Synthesized of Diploide Monococcum The Formation of Allotetraploide <i>T. monococcum</i> × <i>T. urartu</i> Thum. ex Gandil . . . . .	559
<i>Revazian R. G., Hatrapettian E. A.</i> The Problem of Rotation of Chemical Substances in Dillijan Forest Reserve . . . . .	565
<i>Papikian N. A.</i> The Problem of Water Conditions for Annual Plants of the Semi-Desert Zone of Ararat Hollow . . . . .	570
<i>Aghajanian A. M., Chazarian M. Kh.</i> The Productivity of Seeds of Lucerne under Natural Pollination and Self.—Pollination . . . . .	574
<i>Sarktsian G. M., Khurshudian N. P.</i> Architectonics of the Steps of <i>Zea mays</i> L. and <i>Sorghum vulgare</i> L. . . . .	578
<i>Dadayanova M. D., Babakhanian M. A.</i> About Dynamics of <i>Kalanchoe Pinnata</i> Tanning Matter and Catechins Accumulation under Hydroponics . . . . .	584
<i>Simonian S. A.</i> Material to Shirak Mycoflora (Armenia SSR). Rusty Fungi . . . . .	587
<i>Taslakhchian M. G., Nanagjultan S. G.</i> New for Armenia Taxones of Fungi . . . . .	592

### SHORT COMMUNICATIONS

---

<i>Avetisyan V. E.</i> New Suprageneric Taxones of <i>Brassicaceae</i> . . . . .	601
<i>Petrosian R. S.</i> The Main Features of Beechwoods Structure in Armenia . . . . .	613
<i>Ter-Ghazarian K. A., Sharbatian M. I.</i> About the Natural Renewal in Oak-Groves of Dillijan State Reserve . . . . .	605
<i>Mousestian G. G.</i> About the Phytomass of Simple Pine in Timber Cultures of Aparan Region . . . . .	608
<i>Nersesyan G. Sh., Shur-Baghdasarian E. F.</i> About Changes of the Inducational Role of <i>Festuca sulcata</i> Hach in the Steppe Zone of the Armenian SSR . . . . .	611
<i>Asatrian M. Ya.</i> <i>Eucomis punctata</i> L'Herit in Indoor Soil Conditions of the Yerevan Botanical Garden . . . . .	613
<i>Salum M. A.</i> About the Variability of Activity of Auxins and Inhibitors for Sorts of Tomato Differing in Fast-Ripening . . . . .	616
<i>Avakian A. B., Sahakian A. D.</i> The Effect of Viral Diseases on Ontogenetic Development and Productivity of Potato Plants . . . . .	620
<i>Haddad I. Rازه, Karagiozian G. M., Afrikian E. K.</i> Optimization of Conditions for Cultivation of Microalga <i>Spirulina</i> . . . . .	623

### ABSTRACTS

---

<i>Barseghian A. Kh.</i> The species composition of micromycetes of greenery in Yerevan and other settlements of Ararat valley . . . . .	626
--	-----

### CHRONICLE

---

Anna Semionovna Shkhiyan (1905–1990) . . . . .	628
--	-----

## ПОВЫШЕНИЕ УРОВНЯ КОРНЕЛИСТОВОЙ ИНТЕГРАЦИИ В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ ОСНОВНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

В. О. КАЗАРЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

На основе анализа морфофизиологических особенностей представителей древесных, кустарниковых и травянистых автор приходит к выводу, что содержание эволюции основных жизненных форм покрытосеменных заключается в коррелятивном усилении жизнедеятельности корней и листьев и обмена веществ между ними. Путем олигомеризации, постепенно сокращалась корнелистовая дистанция, повышалась корнеобеспеченность листьев, совершенствовалась проводящая система, увеличивалось количество стеблевого хлорофилла, способствующего ускорению транспорта веществ. Ускорялись одновременно процессы онтогенетического развития и повышалась целостность растений.

Ծառային, թփային և խոտային ձևերի մորֆո-ֆիզիոլոգիական առանձնահատկությունների աչիզի հիման վրա ներկայացվել է այն էզրակացություն, որ ծածկասերմերի հիմնական կենսաձևերի էվոլյուցիայի ընթացակարգերը կայանում է արմատների և տերևների կենսագործունեության և նյութափոխանակության կորելացված ուժեղացման մեջ: Օլիգոմերիզացիայի եզանակով աստիճանաբար փոքրացել է արմատատերևային տարածությունը, բարձրացել է տերևների արմատապահպանությունը, կատարելագործվել են փոխադրող հյուսվածքները, ավելացել է ջրադուրսի քլորոֆիլի պարունակությունը, որը նպաստել է նյութերի տեղաշարժին: Արագացել են միամասնակ օնտոգենետիկ զարգացման պրոցեսները, և բարձրացել են բույսի ամրոզականությունը և արդյունավետությունը:

On the basis of analysis of morpho-physiological peculiarities of the representatives of trees, shrubs and grassy, the author comes to the conclusion that the maintenance of evolution of the principal vital forms of angiosperms consists in correlative reinforcement of vital activity of roots and leaves and metabolism between them. By means of oligomerization the distance between the root and leaves was gradually reduced, the root-provision of leaves raised, the conduct system was improved, an increase of the number of caulescent chlorophyll promoting with acceleration of the movement of substances was observed. The integrity of plants was increased and the processes of ontogenetic acceleration development took place at the same time.

*Эволюция покрытосеменных—корнелистовая интеграция.*

Проблема эволюции до сих пор находится в центре внимания морфологов, анатомов, экологов, палинологов, палеоботаников тогда как, по справедливому утверждению Северцева [2], она является физиологи-

ческой. Дело в том, что любые адаптивные изменения начинаются с перестройки физиологического механизма организма или органа, вызывающего впоследствии морфоструктурные изменения.

В последние годы были предприняты определенные попытки вывести эволюционную физиологию растений из застоя. Однако пока исследования ограничиваются лишь обобщением скудных данных, накопленных в данной области [7, 8, 12, 17—19]. Совершенно нетронутой осталась проблема функциональной эволюции основных жизненных форм высших растений, т. е. физиологическая сущность эволюционной трансформации от древесных к травам.

Одной из основных морфологических тенденций ароморфного развития древесных явилась постепенная деградация, т. е. уменьшение вегетативной сферы путем выбрасывания «лишних элементов» [12]. В этом аспекте пророческими оказались предсказания Дарвина [3] о том, что «естественный отбор с течением времени будет стараться сокращать любую часть организации, как только она в силу изменившегося образа жизни делается излишней без того, чтобы какая-нибудь часть получила при этом соответственно увеличенное развитие. И, наоборот, естественный отбор может вызвать значительное развитие какого-нибудь органа, не нуждаясь в качестве обязательной компенсации в сокращении какой-нибудь смежной с ним части».

Действительно, эволюция покрытосеменных протекала, с одной стороны, в направлении сокращения числа скелетных метамеров в надземной и подземной сферах и размеров стволов, с другой—увеличения удельной массы листьев и активных корней, т. е. изменения отношения массы древесины и ассимилирующих систем в пользу последних. Подобная морфологическая трансформация была обусловлена расселением покрытосеменных в высокогорные области, северные широты или аридные зоны, где условия существования экстремальны и вегетационный период крайне сжатый. Таким образом, эволюция обеспечивала выбор наиболее оптимальных вариантов организации структуры и функции растений в соответствии с факторами среды. Самым примечательным при этом является тот факт, что эволюция от древесных к травам через кустарники и полукустарники осуществлялась путем именно качественной олигомеризации: образование в ходе филогенеза у чередующихся поколений меньшего числа, но эволюционно более подвинутых гомологичных органов. В надземной сфере мощные скелетные ветви редуцировались с образованием тоненьких ограниченных в длине побегов, покрытых листьями с повышенной фотосинтетической продуктивностью. В подземной сфере скелетные мощные корни сменялись тоненькими разветвлениями, густо покрытыми всасывающими и функционально активными волосками. Благодаря такой ароморфной перестройке растения приобрели целый ряд преимуществ: повысились уровень корневелюстной интеграции, фотосинтетическая и семенная продуктивность, поглотительная и метаболическая активность корней, устойчивость к неблагоприятным факторам, адаптивность к изменяющимся условиям и др.

Последняя тенденция особенно проявляется в листьях в отношении повышения реактивности к изменяющимся факторам среды. Достаточно сказать, что от древесных к травянистым чувствительность этих ассимилирующих органов к воздействию фотопериодов существенно возросла. Если для цветения древесных или кустарников необходимо более продолжительное воздействие оптимальных фотопериодов, то для многих травянистых достаточно 2—3 подобных циклов, чтобы инициировать формирование цветочных зачатков.

Листья травянистых существенно отличаются от листьев кустарников и древесных целым рядом других физиологических и анатомических параметров: содержанием хлорофилла, числом устьиц на единицу поверхности, формой воды, представленностью элементов проводящих систем, приходящихся на единицу площади листьев и др.

Деграндизация растений в ходе эволюции осуществлялась различными путями: уменьшением продолжительности жизненного цикла главной и скелетных осей; ускорением наступления процессов генеративного развития затуханием камбиальной деятельности и образованием травянистого стебля; неравномерной редукцией осевых и ассимилирующих тканей: сближением полярно расположенных ассимилирующих органов. Все эти морфоструктурные изменения привели к усилению обмена веществ между корнями и листьями и их функциональной активности, т. е. повышению корнелистовой интеграции: объединению и согласованию функций корней и листьев.

Усиление интеграции многоклеточного организма.— пишет В. И. Беклемишев [1]—составляет одну из важнейших черт прогрессивной эволюции. В интегративных системах функционируют многообразные, неравноценные по своей значимости для жизнедеятельности организмов коррелятивные связи. Например, трудно уравнять корреляцию между отдельными листьями с той функциональной взаимообусловленностью, которая имеет место между листьями и корнями. Существуют ведущие и второстепенные коррелятивные связи, интегрирование которых имеет неодинаковое значение для филогенеза. В этом аспекте основных жизненных форм высших растений решающей представляется корнелистовая интеграция. Уровень этой интеграции определяется представленностью общей поверхности листьев и всасывающих корней, их функциональной активностью, близостью их расположения на расстоянии, а также совершенством проводящих элементов.

Сравнительное исследование этих показателей у древесных, кустарниковых и травянистых растений наглядно иллюстрируют существенное преимущество травянистых форм.

Повышенная корнеобеспеченность листьев эволюционно более продвинутых жизненных форм нами установлена специальными опытами на одновозрастных растениях с одинаковой вегетативной мощностью, принадлежащих к одному из семейств *Rosaceae*.

Объектами исследования служили: из древесных.—обыкновенный миндаль (*Malus domestica* Borch.), черемуха обыкновенная (*Rubus racemosa* (Lam.) Gilib.), вишня обыкновенная (*Cerasus hiem* (L.) Mili.), слива домашняя (*Prunus domestica* L.)

груша обыкновенная (*Pyrus communis* L.), из кустарников—таволга Вангутта (*Spiraea vanhouttei* Zab.), шиповник обыкновенный (*Rosa canina* L.), пузыреплодник калинолистный (*Physocarpus opulifolia* (L.) Maxim.), ожива (*Rubus caesius* L.); из травянистых—земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), черюголовник многобрачный (*Poterium polygamum* Waldst. et Kit.), манжетка Гроссгейма (*Alchemilla grossheimii* Jus.), лопчатка прямая (*Potentilla recta* L.).

Данные, полученные в результате определения коэффициента корнеобеспеченности листьев (мг активных корней, приходящихся на  $\text{дм}^2$  листовой площади), показали, что от деревьев к травам он постепенно увеличивается (табл. 1). У травянистых этот показатель, по сравнению с древесными и кустарниками, выше соответственно в 2,8 и 2,7 раза.

Таблица 1. Коэффициент корнеобеспеченности листьев древесных, кустарниковых и травянистых форм

Жизненные формы	Листья, $\text{дм}^2$	Корни, мг		Коэффициент корнеобеспеченности, мг/дм <sup>2</sup>
		всего	активные	
Древесные	0,50	604	145	245,8
Кустарники	3,67	2689	939	259
Травянистые	1,56	2367	1091	899,4

Уровень жизнедеятельности надземных органов и тканей в основном определяется мощностью активных корней, т. е. коэффициентом корнеобеспеченности листьев. Эта величина, как показали многолетние исследования сотрудников нашей лаборатории, играет чрезвычайно важную роль в общей жизнедеятельности растений, определяя активность всех без исключения физиолого-биохимических процессов, происходящих в различных органах и тканях. От коэффициента корнеобеспеченности листьев зависят энергия роста, водный режим, активность фотосинтеза, обмен углеводов, азотистых и фосфорных соединений, синтез нуклеиновых кислот и физиологически активных соединений, а также другие процессы жизнедеятельности надземных органов. Именно этим объясняется то обстоятельство, что основные приемы современной агротехники направлены на улучшение условий корнеобитаемой среды и таким образом на увеличение общей поглощающей поверхности активных корней.

Высокая корнеобеспеченность травянистых сочетается с повышенной поглотительной и метаболической деятельностью их. Наглядным показателем метаболической активности корней травянистых является более высокое содержание в них аминокислот. У травянистых оно составляет 280,6 мг на 100 г сухого вещества корней, а у древесных—91,6 мг, т. е. в 3,1 раза ниже.

Такая интенсивная метаболическая деятельность корневой системы травянистых видов и повышенная представленность всасывающих корешков в общей массе корней обусловила и высокий уровень функциональной активности листьев, в первую очередь фотосинтеза. Действительно, полученные данные показали, что от древесных к травянистым существенно повышается фотосинтетическая активность (рис. 1). Кус-

гарниковые формы по этому показателю занимают промежуточное положение. Средняя фотосинтетическая активность трав примерно в 2,5 раза выше, чем у кустарников, и в 5 раз выше, чем у древесных.

Обнаружена также заметная разница в содержании хлорофилла в листьях исследованных форм, что также является одним из эндогенных факторов активации фотосинтеза (табл. 2).

Таблица 2. Содержание хлорофилла и ассимиляционное число листьев

Жизненные формы	Хлорофилл, мг г сухого вещества			Ассимиляционное число
	прочность-зависимый	стабильность-зависимый	общий	
Древесные	1.16	4.45	100	100
Кустарники	1.28	5.79	125.0	120.8
Травянистые	1.51	7.27	156.0	273.6

Как следует из приведенных цифр, содержание форм хлорофилла возрастает от древесных к травам. Эта тенденция более рельефно проявляется в отношении величины ассимиляционного числа, характеризующего активность молекул хлорофилла.

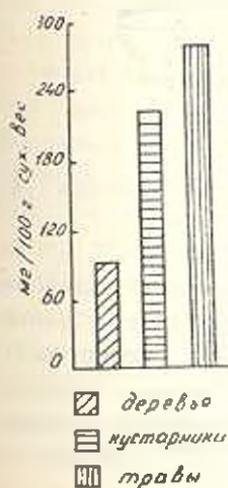


Рис. 1. Фотосинтетическая активность листьев различных жизненных форм покрытосемянных (средние данные).

Поскольку эволюция основных жизненных форм шла в направлении интенсификации жизнедеятельности, следует полагать, что суточная амплитуда синтеза в листьях и интенсивность перемещения из них ассимилятов у травянистых должны быть выше, чем в листьях кустарников и деревьев. В самом деле, определение общей, белковой и небелковой фракций азота в листьях в 6, 12, 18 и 8 ч дало весьма примечательные результаты (рис. 2). Содержание различных форм азота в листьях травянистых во все часы суток выше, чем в листьях кустарников и тем более древесных. Это свидетельствует о более высокой интенсивности обменных реакций в листьях травянистых, т. е. об их повышенной физиологической активности.

Аналогичные данные, подтверждающие высокую жизнедеятельность листьев травянистых представителей, получены при определении показателей водного режима. Наибольшее количество свободной воды выявлено в листьях травянистых растений, а связанной—у древесных. В этом отношении справедливо высказывание Горышина [2] о том, что доля связанной воды велика у растений, испытывающих по той или иной причине затруднения в пополнении расходов воды. Повышенное же содержание свободной воды в листьях обычно рассматривается как показатель активности физиологических процессов листьев.

Для обеспечения высокой функциональной активности, целостности и устойчивости растений существенным условием является и активность корнелистового обмена. Биологическое преимущество карликовых жизненных форм, выработанное в ходе длительной эволюции,



Рис. 2. Суточная динамика форм азота в листьях у представителей различных жизненных форм покрытосеменных (средние данные).

заключается именно в коммуникационной близости полярно расположенных ассимилирующих систем—корней и листьев. Близость расположения этих органов у травянистых придает им высокую целостность: Северцев [10] отмечает, что морфологическая координация (корреляция) сильнее выражается между органами, функции которых взаимосвязаны. У травянистых форм такими тесно взаимосвязанными и ведущими органами, обеспечивающими целостность растений, являются листья и корни.

Близость указанных органов играет существенную роль в повышении общей жизнедеятельности травянистых растений. Проведенные в этом аспекте исследования с тополем пирамидальным и ясенем обыкновенным показали, что в результате рубки и сближения листьев к корням существенно повышаются фотосинтетическая активность листьев, поглощательная и метаболическая деятельность корней, синтез белков, нуклеиновых кислот и ауксинов [4].

Филогенез покрытосеменных, обуславливаемый морфофизиологическими изменениями, осуществляется на всех иерархических уровнях. Эти изменения, как правило, были направлены на совершенствование всех структур и интенсификацию процессов жизнедеятельности расте-

ний с тем, чтобы наиболее энергично ассимилировать факторы внешней среды, расширить ареалы распространения видов путем постепенного повышения их общей продуктивности и адаптации не только в различных фитоценозах, но и в экстремальных условиях существования.

В процессе структурной трансформации покрытосеменных ни один орган не подвергся столь глубоким и коренным изменениям, как стебель. Достаточно сравнить достигающие огромной толщины стволы долголетних и гигантских древесных с тоненькими стеблями однолетних крошечных растений, чтобы с большей наглядностью представить глубину тех качественных и количественных изменений, которые происходили на длительном пути перехода древесных к травам.

Всекие эволюционные изменения в структуре стебля трави были направлены главным образом на активацию транспорта жидкостей как в акропетальном, так и в базипетальном направлениях. В связи с этими структурными изменениями больше всех подвергались проводящие системы стебля.

Ксилемные сосуды стебля, состоящие из отдельных члеников, произошли от трахенд, все стенки которых снабжены окаймленными парами. Боковая поровость сосудов также подвергалась изменениям, начиная от «лестничной через промежуточную и супротивную к очередной» [14], при одновременном и постепенном сокращении числа перекладины перфорационных пластинок и увеличении ширины сквозных отверстий для уменьшения сопротивления передвигающейся жидкости в сосудах. Конечным звеном этих изменений оказалось полное исчезновение перфорационных перекладин с образованием широкодиаметровой перфорации. Именно такими простыми перфорациями характеризуются эволюционно более продвинутые формы.

Параллельно со структурной трансформацией сосудов ксилемы прогрессивному изменению подвергались и элементы флоэмы, которые представляют собой специализированные и коренным образом преобразованные паренхимные безъядерные клетки. Элементы флоэмы формировались в результате растяжения и дифференциации апикальной и латеральной меристемы. При этом они остались нелигнифицированными для сохранения высокой проницаемости стенок их клеток [14].

Крупный ароморфный скачок в эволюции проводящих систем был связан с возникновением сосудисто-волокнистых пучков, что способствовало значительной активации транспорта веществ у травянистых форм. Сосредоточение проводящих элементов в изолированных пучках имеет решающее значение для интеграции не только работы флоэмы и ксилемы, но и корней и листьев. Высокий уровень функционирования корней и листьев сочетается с такой же интенсивной работой элементов флоэмы и ксилемы осевых органов. Для обеспечения подобного физиологического состояния проводящие системы должны находиться в одинаковых условиях как в отношении снабжения кислородом для их активного функционирования, так и энергетическими продуктами, что может осуществляться лишь при их непосредственной близости.

Важным фактором, способствующим коррелированности роста корней и надземных органов в онтогенезе растений, является наличие кам-

бия в сосуловолокнуистых пучках. Детальные исследования, проведенные совместно с В. А. Палаиджян на томатном растении, показали, что начиная с ювенильной фазы сначала активизируется рост корневой системы, к которой направляется основная часть ассимилятов эндосперма семян и молодых листьев. В связи с этим на данном этапе онтогенеза более интенсивно формируется флоэмная ткань, что подтверждается также данными Эсау [16]. После достижения корнями определенной мощности усиливается рост надземных органов, в первую очередь листьев. В этот период деятельность камбия направляется главным образом на формирование ксилемных элементов с тем, чтобы обеспечить растущие и активно функционирующие листья корневыми продуктами.

Подобная коррелированная зависимость ритмического увеличения числа элементов флоэмы или ксилемы от интенсивности роста надземных органов или корней проявляется и в последующих периодах индивидуального развития растений.

Сосуловолокнуистые пучки обуславливают и другие преимущества травянистых. Для поднятия воды по сосудам ксилемы необходим расход соответствующего энергетического материала, используемого в процессе дыхания живыми клетками. У древесных форм поступление таких ассимилятов от флоэмы к ксилеме осуществляется через радиальные лучи, тогда как в пучках травянистых — непосредственно из рядом расположенных элементов флоэмы, которые всегда богаты ассимилятами. В результате ксилемные сосуды в пучках функционируют активнее, чем в годичных кольцах древесных форм.

Травянистый стебель отличается еще одним важным преимуществом, способствующим активации транспорта веществ. Все ткани стебля травянистых богаты зелеными пластидами, способными ассимилировать интритканевую углекислоту, выделяемую как в процессе дыхания живых клеток стебля, так и поступающую из атмосферы через устьичные просветы эпидермиса.

Первые данные о наличии прямой корреляции между дыханием флоэмы и передвижением ассимилятов по ситовидным трубкам мы находим в исследованиях Мэсона и Филлиса [22], а в дальнейшем Канин [20]. Подтверждением этого положения могут являться данные о положительном влиянии света на ускорение транспорта ассимилятов [15, 22]. Подобное влияние, разумеется, обусловлено фотосинтетической способностью интритканевого хлорофилла, при котором выделяется кислород, повышающий дыхание флоэмы и в связи с этим функциональную активность ее. Отсюда следует, что активность транспорта жидкостей по флоэме зависит не только от наличия света, но и от содержания хлорофилла в стеблевых тканях и поступления  $\text{CO}_2$ .

Опыты, проведенные на стеблях огурца, гречихи, ячменя и томата с применением радиоактивной глюкозы [5, 6], выявили следующие основные закономерности:

1. Влияние света существенно ускоряет транспорт ассимилятов. Если в условиях темноты скорость транспорта равна 30,6 см/мин, то при свете — 50,5 см/мин.

2. В активации транспорта ассимилятов по флоэме принимает участие кислород, поступающий через устьичные просветы эпидермиса стеблей. При закрывании устьиц пазелином существенно ослабляется транспорт ассимилятов.

3. Существует прямая зависимость между содержанием хлорофилла в стеблевых тканях и активностью транспорта. Показано, что у стеблей гречихи, содержащих хлорофилла 0,045 мг/г сух. веса, скорость транспорта равна 102,6 см/час, а у томата, содержащего 0,146 мг хлорофилла, она составляет 259,2 см/час.

4. Свет и хлорофилл в стеблях существенно активизируют также транспорт воды по сосудам ксилемы. Так, например, в стеблях подсолнечника, находящихся в течение 15 дней на свету, водопроницаемость в 1,7 раза выше, чем в стеблях, находящихся столько же дней в условиях темноты.

Эти данные также показывают, что водопроницаемость ксилемы в значительной степени определяется интенсивностью дыхания живых клеток, благодаря чему повышается их функциональная активность (транспорт жидкостей). Когда стебельки выдерживаются в азотной среде и исключается подача кислорода, водопроницаемость снижается более чем в 1,5 раза.

Стеблевой хлорофилл принимает непосредственное участие и в активации жизнедеятельности корней и таким образом в жизнедеятельности растений в целом. Опыты, проведенные с подсолнечником, показали, что затенение нижней (75—80 см) обезлиственной зоны стебля привело к задержке роста корней, тогда как свет способствовал увеличению общей мощности их примерно в два раза (табл. 3).

Таблица 3. Масса и адсорбирующая поверхность корней подсолнечника светового и темнового вариантов

Варианты	Сухой вес, г		Поглощающая поверхность, м <sup>2</sup>	
	всех корней	активных корней	общая адсорбирующая	рабочая поглощающая
Стебель на свету	15.73±2.16	6.48±1.13	0.53±0.013	0.29±0.045
Стебель в темноте	8.92±2.52	3.60±0.89	2.28±0.028	0.13±0.024

Большая поглотительная поверхность, т. е. повышенная представленность всасывающих и метаболических корней, как правило, сочетается с их высокой поглотительной и метаболической активностью. Действительно, как показывают полученные данные (табл. 4), поглотительная активность корней растений световой группы в отношении азота оказалась в 2,3, а фосфора в 1,8 раз выше по сравнению с таковой корней растений темновой группы. В противоположность этому количество общего и белкового азота в корнях опытных растений (световая группа) было почти в 2 раза ниже, что, вероятно, свидетельствует об энергичной передаче указанных соединений подземным органам (главным образом листьям). В данном случае влияние света на зеленые стебли растений оказалось значительным в отношении усиления корневой интеграции.

Весьма заметно изменилось и содержание аминного азота в корнях растений. Количество его в корнях растений светового варианта было ниже в 4 раза, что обусловлено энергичным включением этой формы азота в состав аминокислот и белков.

Таблица 4. Поглотительная (мг/г сух. в-ва в мин) и метаболическая активность корней полсолнечника светового и темного вариантов

Варианты	поглощае- мый корня- ми, мг сух. в-ва за 1 мин	Азот			поглощае- мый корня- ми, мг г сух. в-ва за 1 мин	Фосфор	
		содержание, мг г сух. в-ва				содержание, мг г сух. в-ва	
		общий	связан- ный	аминный		органиче- ский	неоргани- ческий
Стебель на свету	1.96±0.4	11.2± 0.38	5.77± 0.91	4.93± 0.913	0.15±0.07	1.67±0.05	0.56±0.01
Стебель в емкости	0.84±0.02	21.0± 0.52	10.71± 0.01	5.39± 0.15	0.084±0.06	1.79±0.05	0.72±0.02

Эти данные приводят к выводу о важной роли зеленых пластид стеблей и интенсификации фотосинтеза, так как метаболическая деятельность корней, как правило, всегда коррелирует с фотосинтетической активностью листьев [9].

Определение фотосинтеза показало, что по активности ассимиляции двуокиси углерода в листьях светового варианта выше в 1,4 раза, а кукурузы — в 1,5 раза.

Не останавливаясь на других положительных физиологических параметрах растений светового варианта, мы вправе констатировать, что роль внутритканевого хлорофилла стебля не ограничивается лишь улучшением жизнедеятельности живых клеток стебля. Будучи активной фотосинтезирующей системой, он повышает общую жизнедеятельность травянистых растений посредством усиления роста и функциональной активности корней. Отсюда следует, что высокое содержание зеленых пластид во всех стеблевых тканях травянистых, наряду с целым рядом других морфофизиологических особенностей, следует рассматривать как один из характерных показателей эволюционной подвижности их.

Исходя из важной роли стеблевого хлорофилла в жизнедеятельности травянистых растений при подборе высокоурожайных особей в ходе селекции, наряду с учетом полезных признаков, необходимо обращать внимание также на количественную представленность зеленых пластид в тканях, стебля, что до сих пор находилось вне поля зрения селекционеров, генетиков и даже физиологов.

При определении оптимальной густоты выращивания овощных и других сельхозкультур необходимо иметь в виду еще одно немаловажное обстоятельство. Обычно при подборе оптимальной густоты стояния тех или иных культур учитываются два фактора: обеспеченность листового аппарата физиологически активной радиацией и оптимальность жизненного пространства для развития как корневой системы, так и надземных органов. В свете сказанного представляется необходимым при подборе оптимальной густоты выращивания сельхозкультур

обращать внимание и на световые условия, стимулирующие синтез по возможности максимального количества хлорофилла в стеблевых тканях.

Обобщая изложенные экспериментальные и литературные данные, мы вправе констатировать, что физиологический смысл эволюции покрытосеменных от древесных к травам заключается в коррелятивном усилении жизнедеятельности полярно расположенных ассимилирующих органов и обмена веществ между ними. Для достижения подобного состояния путем качественной олигомеризации и деграндизации постепенно сокращалось корневелетовое расстояние, повышалась удельная представленность активных корней и листовая поверхность в общей массе растений, а также корнеобеспеченность листьев, совершенствовалась проводящая система с образованием сосудисто-волокнистых пучков, увеличивалось количество стеблевого хлорофилла, способствующего, с одной стороны, ускорению дальнего транспорта, с другой—активации жизнедеятельности корней. Параллельно с этим повышалась адаптивная реакция листьев к изменяющимся факторам среды и таким образом ускорялись процессы индивидуального развития и сокращения жизненного цикла, с повышением уровня целостности растений. Все эти морфофизиологические изменения были направлены на повышение уровня корневелетовой интеграции, что нами рассматривается как генеральная линия физиологической эволюции основных жизненных форм покрытосеменных.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Беклемишев В. И. Бюлл. МОИП, отд. биол., 69, 2, 23—38, 1964.
2. Горышина Г. Г. Экология растений, 367, 1979.
3. Дарвин Ч. Происхождение видов. 312, М., 1969.
4. Казарян В. О. Старение высших растений. 3312, М., 1969.
5. Казарян В. О., Оганесян А. С., Геворкян Г. А. Физиол. растений, 33, 4, 637—642, 1986.
6. Казарян В. О., Оганян А. С. Биолог. журн. Армении, 40, 5—10, 1987.
7. Макояцко К. В. Развитие эволюционного направления в физиологии растений. Исторический очерк, 254, 1974.
8. Макояцко К. В. В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения, 115—126, 1981.
9. Никшпорович А. А. Чень Нин. Физиол. растений, 6, 5, 513—521, 1959.
10. Северцев Н. Г. Главное направление эволюционного процесса. 132, М., 1934.
11. Северцев Н. Г. Морфологические закономерности эволюции. Собр. соч., 5, 536, М., 1949.
12. Скрипчинский В. В. Фотопериодизм, его происхождение и генетика, 18, 1, 517—529, 1982.
13. Суходолец В. В. Эволюция. 269, Л., 1975.
14. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. 226, Л., 1961.
15. Чешков В. А., Базирина Е. И. Изв. АН СССР, сер. биол., 6, 499—511, 1930.
16. Эсау К. Анатомия растений. 564, М., 1969.
17. Юсуфов А. Г. Журн. общей биол., 6, 803—814, 1976.
18. Юсуфов А. Г. Успехи совр. биол., 86, 2, 293—307, 1978.
19. Юсуфов А. Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. 98, М., 1985.
20. Sanny M. S. Ann. Rev. Plant dicton, Phytochem., 16, 499, 1977.
21. Mason T., Maskell E. Ann. Bot., 42, 189, 1928.
22. Masson T., Maskell E., Phillips E. Ann. Bot., 52, 455, 1936.

## 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 различных 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 երկայնական 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 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 м<sup>2</sup>.

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 <sup>2</sup>	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 см<sup>2</sup> 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 <sup>3</sup>	прирост по высоте, м		прирост по диаметру, см		высота, м	диаметр, см	объем, м <sup>3</sup>	прирост по высоте, м		прирост по диаметру, см		
				средн.	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 <sup>2</sup>	Общая площадь листа, дм <sup>2</sup>	Масса корней (г) по фракциям толщины (мм)				к ринной лопе (ниже корневой шейки)	Корнеобеспеченность листьев, вес корней до 1мм (мг)	
										площадь листьев, дм <sup>2</sup>
				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 цитокилинов 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 меньше 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 MONOCOCCUM* L. X

*T. URARTU* THUM. EX GANDII.

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. Գործիչի երկրորդ ( $F_2$ ) և հետագա սերունդներում: Պարզվում է, որ այն նշված սերունդներում շատ րուտի է ընթանում: Հետքված են շկտրվող պրոդուկտիվ մեկը, 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-

хождения видов наших культурных растений. В проблемной НИ лаборатории по изучению генетического фонда культурных растений и их диких сородичей Армсельхозинститута методом экспериментальной полиплоидизации при помощи колхицина синтезирован ряд новых авто- и аллополиплоидов [1]. Междуродовые амфидиплоиды, синтезированные из диплоидных видов пшеницы (*T. urartu* или *T. boeoticum*) и эгилопса (*Aegilops tauschii*), в дальнейших поколениях остались относительно константными. Правда, в возникшей популяции их можно выделить разные морфобиотипы, но внешне они кажутся однородными.

Другая картина отмечалась при исследовании потомств межвидовых амфидиплоидов (синтезированных из диплоидных пшениц однозернянок). Начиная со второго поколения ( $F_2$ ) появлялись растения, отличающиеся от  $C_1$  и от основной массы  $C_2(F_2)$ . Такое «расщепление» наблюдалось и в дальнейших поколениях, т. е. протекал формообразовательный процесс.

В данном сообщении мы вкратце описываем формообразование у аллотетраплоида *T. monosocum*  $\times$  *T. urartu*  $\times$  (*T.  $\times$  monosocourarticum* Gandl.).

**Материал и методика.** *T.  $\times$  monosocourarticum* Gandl. создан в 1983 г., генотипная формула  $A^m A^m A^c A^c$ ,  $2n=28$ , С 1984 по 1989 г. зерновки этого фактически нового вида высевались на территории учебно-опытного хозяйства АрмСХИ «Восекат» (Араратская равнина) и Ботанического сада АН АрмССР (предгорная зона). В полевых условиях следили за ростом и развитием растений: отмечали фазы развития, биометрические показатели (хустистость, высоту растений), отклонения от первоначальной формы ( $C_1$ ) и др. После уборки урожая в лаборатории проводили анализы, фиксировали появляющиеся формы и составляли их формулы. Формулы составлены по принципу, предложенному Гандильяном [2]. Здесь для ясности отметим те признаки колосьев и их краткое латинское обозначение, по которому составлены формулы появившихся форм.

Все колосья остистые, для указания этого признака употребляем краткое обозначение *ar* (от *aristatus*—остистый); если ости отличаются от колоса черным цветом, к нему приписывается буква *n*—*nigriaristatus*—черноостистый; для черноколых форм буква *n* к *ar* не прибавляется.

Для обозначения признаков поверхности колосковых и цветковых чешуй использованы следующие сокращения:

*ni* (*nudus*)—голый, на чешуях нет волосков, шипиков и почти нет бугорчатых точек;

*tu* (*tuberculatus*)—шероховато-бугорчатый, чешуи шероховатые и имеют бугорчатые точки;

*ri* (*pubescens*)—опушенный, чешуи в разной степени волосистые

Окраска колоса (колосковых и цветковых чешуй): *al* или *lu* (*albus* или *luteus*)—белый или желтый; *lu li* (*luteoliristis*)—белый или желтый, но с черной каймой по краю чешуй; *luc* (*luteocinereus*)—пепельно-серый, серо-дымчатый на желтом фоне; *lun* (*luteonigris*)—черный, черно-синий на желтом фоне; *ru* (*ruber*)—красный или красноватый, *rutri* (*tubrotiristis*)—красноватый с черной каймой по краю чешуй; *ruc* (*tubrocinereus*)—пепельно-серый, серо-дымчатый на красном фоне; *run* (*tubroniger*)—черный, черно-синий на красном фоне.

Спектр изменчивости этого признака (окраска колоса) более широк, но в данном случае ограничимся этим.

Окраска зерновки у всех форм красноватая. Обозначение указывается в скобках (*ar*).

Родительскими формами амфидиплоида служили *Triticum monosocum* L. var. *hornemannii* Steud. (остистый, опушенный, окраска колоса и зерна красные-аглициди)

и *T. urartu* Thun. ex Gandfl. var. *albionigrescens* Thun. (остистый, чешуй черные на желтом фоне, зерновки красноватые) Первый является культурным видом (культурная однозернянка), второй — дикорастущим.

**Результаты и обсуждение.** Изучались первое—пятое поколения указанного гибрида *T. monacoccum* × *T. urartu*. Полученные гибридные семена в F<sub>1</sub> щуплые, морщинистые с пониженной всхожестью. Семена отличались по массе—от 10 до 29 мг.

Первое поколение гибрида отличается стерильностью. Кстати, это подтверждает, что указанные однозернянки являются самостоятельными видами (несмотря на одинаковое геномное обозначение—A). Только удвоением хромосом, при помощи колхицина, растения гибрида становились фертильными (рис. 1).

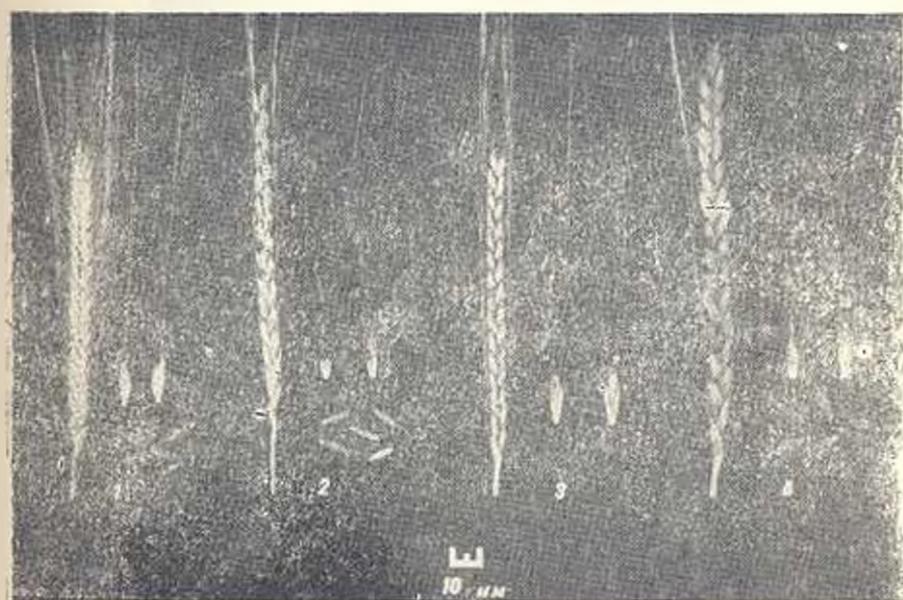


Рис. 1. Синтез амфидиплоиды *T. monacoccouraticum* Gandfl. 1. *T. monacoccum* ( $2n = 14$ ); 2. *T. urartu* ( $2n = 14$ ); 3. амфигаплоид *T. monacoccum* × *T. urartu* ( $2n = 14$ ); 4. амфидиплоид *T. monacoccum* × *T. urartu* ( $2n = 28$ ).

Результаты исследований показали, что в первом поколении амфидиплоида (C<sub>1</sub>) морфологические признаки наследовались согласно имеющимся в литературе данным: доминантность черной окраски колоса по сравнению с белой, опущенность—по сравнению с голым колосом. Однако у амфигаплоида чешуй почти голые. Необходимо добавить, что у культурной однозернянки (*T. monacoccum*) колоски одноостые (*uniaristatus-unar*), а у дикой пшеницы Урарту (*T. urartu*)—двуостые (*biaristatus-biar*). Как у амфигаплоида, так и амфидиплоида колоски наследовали двуостость. Доминировала также спонтанная ломкость колосьев (признак дикаря). Гибридизация и полиплоидизация в принятых формульных обозначениях происходили таким

образом: *parpuru(ru)*,  $2n = 14 \times biartuluni(ru)$ ,  $2n = 14$  *biartuluni(ru)*,  $2n = 14$  (амфигавлоид) *biartuluni(ru)*,  $2n = 28$  (амфидиплоид).

В последующих поколениях (до  $\Gamma_5$ ) на тетраплоидном уровне протекали формообразовательные процессы. Выделены формы со следу-



Рис. 2. Колосья *T. monosocourarticum*. 1, 2, 3,—колосья с разной степенью ломкости; 4—почти неломкий.

ющими формульными обозначениями: *argual(ru)*, *arguluci(ru)*, *parnulu-ci(ru)*, *artuluni(ru)*, *artugru(ru)*, *arguruci(ru)*, *parnuguci(ru)*, *arguruni(ru)*, *argual(ru)*, *arguluni(ru)*, *arguruci(ru)*, *parpuruci(ru)*, *parpuluti(ru)*, *par-puruti(ru)*, *arguruni(ru)*. Фактически отмеченные 15 морфотипов в соответствии с существующей внутривидовой классификацией зерновых можно описать как новые разновидности пшеницы (в пределах *T. monosocourarticum* Gandil.).

Кроме изменчивости поверхности чешуй и их окраске, наблюдалось формообразование и по другим признакам. Из них важным можно считать варьирование ломкости колоса. Как известно, колосья у *T. топо-*

ссыт в зрелом состоянии самостоятельно не ломаются. При обычной молотбе распадаются на колоски с члениками стержня. У *T. urartu* колосья в зрелом и даже в полузрелом состоянии самостоятельно ломаются, распадаются на колоски и осыпаются. Мы уже отметили, что в первом поколении колосья ломаются как у дикаря. В дальнейших поколениях выделялись колосья, которые по ломкости сгруппированы сле-

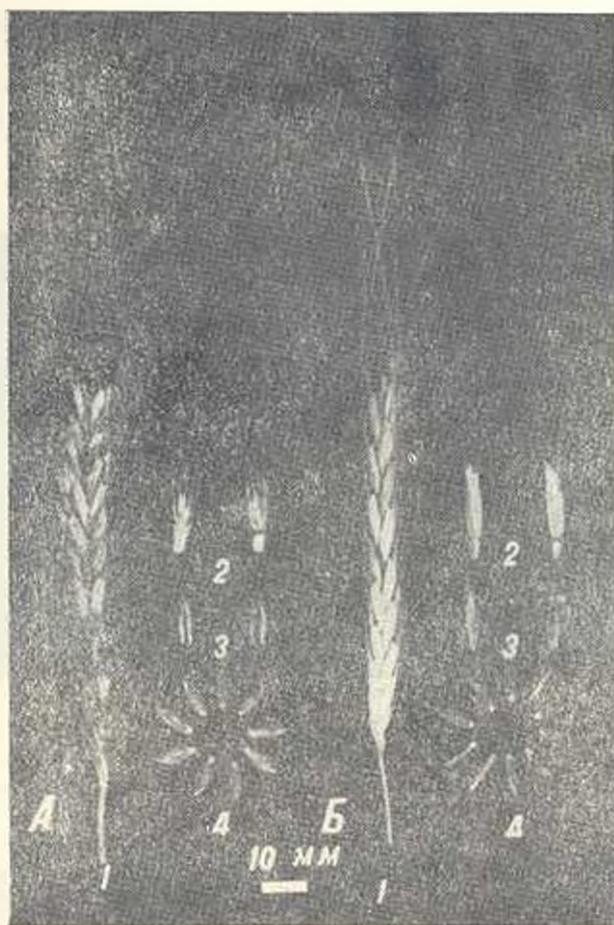


Рис. 3. Сравнение синте первого поколения с натуральным. А. *monococcourarticum* Gandl. ( $2n = 28$ ), Б. *T. araraticum* Jakubz. ( $2n = 28$ ); 1. колосья, 2. колоски, 3. внутренняя шпелка с члениками (у *T. monococcourarticum* она расщепляется вдоль), 4. стержень.

дующим образом: 1) по типу *T. urartu*, 2) промежуточные разной степени и 3) по типу *T. monococcum* (рис. 2). Из каждой группы систематически отбором выделялись почти константные формы. Следовательно, после гибридизации и полиплоидизации возникли своеобразные тетраплоидные расы: *T. monococcourarticum* subsp. *monococcumiformae* и *T. monococcourarticum* subsp. *urartuiformae*.

Кроме указанных форм, в третьем поколении получены растения типа *T. sinskaja* (*T. monococcourarticum* *sinskoformae*), но у этой

формы число хромосом варьирует ( $2n=24-28$ ) и характеризуется большим процентом стерильности.

В практическом отношении приобретает значение тетраплоид с недомкнутым колосом (subsp. *monococcumformae*). По габитуальным признакам колоса (величиной колосков, цветков, чешуй, зерновок и др.) эта форма не уступает, а иногда превосходит двузернянки (дикие и культурные). Однако, как мы уже показали [3], пока нельзя утверждать, что двузернянки произошли в результате синтеза однозернянок. У синтезированных из однозернянок аллотетраплоидов внутренняя цветковая чешуя при созревании колоса расщепляется вдоль (как у однозернянок), а у «натуральных» двузернянок она остается цельной (рис. 3).

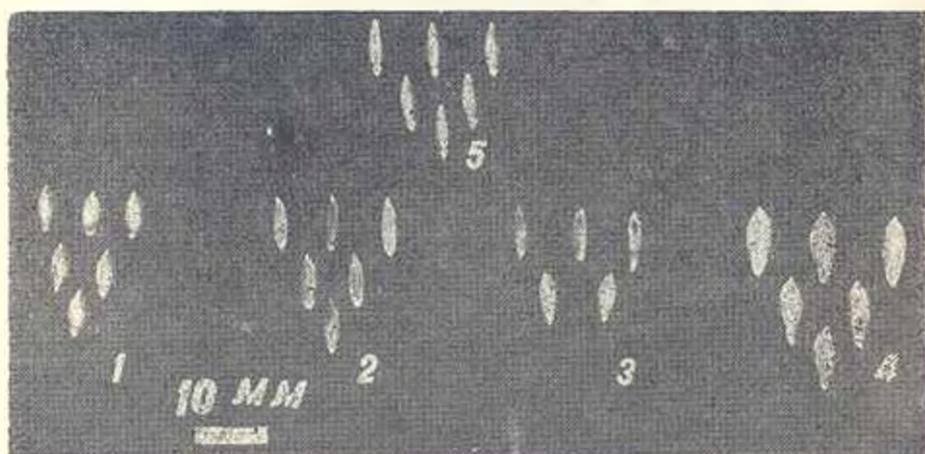


Рис. 4. Сравнение зерновок. 1. *T. monococcum* ( $2n = 14$ ). 2. *T. urartu* ( $2n = 14$ ); 3. Зерновки *T. monococcum* и *T. urartu*; 4—из однозерных колосьев, 5—из двузерных колосьев, 5. зерновки культурной зернянки (*T. dicoccum*).

Интересно также изменение формы зерновки и их количество в колоске. У однозернянок в колоске в основном развивается одна зерновка, у двузернянок—две, форма плосковатая. У аллотетраплоида уже

#### Продуктивность колосьев гибрида *T. monococcourarticum*

Сорта, комбинации	Длина колоска, мм	Число колосков в колосе	Количество зерен в колосе		Масса 100 зерен, г.
			в колосе	в колоске	
<i>T. monococcum</i>	$7.1 \pm 0.25$	$28 \pm 0.29$	$25 \pm 0.20$	$0.9 \pm 0.01$	$1.9 \pm 0.0$
<i>T. monococcum</i> × <i>T. urartu</i>	$9.6 \pm 0.12$	$26 \pm 0.25$	$16 \pm 0.23$	$0.6 \pm 0.03$	$3.19 \pm 0.1$
<i>T. urartu</i>	$8.7 \pm 0.1$	$23 \pm 0.4$	$27 \pm 0.25$	$1.17 \pm 0.1$	$1.8 \pm 0.25$

нередко встречаются колоски с двумя зерновками. В зависимости от однозерности или двузерности меняются и формы зерна (рис. 4). Систематическим отбором удается выделить биотипы с преобладанием двузерных колосков.

Результаты изучения продуктивности колоса показали, что аллотетраплоид *T. monosocum* L.) $\times$ *T. urartu* Thum ex Gandil, по длине колоса и массе 10) зерен превосходит родительские формы.

Содержание сырого протеина у местной полбы составляет 15,2%, у белозерной полбы (получен в АрмСХИ) — 14,7, а у аллотетраплоида *T. monosocum*  $\times$  *T. urartu* Thum, ex Gandil. — 19,3%. Как показывают данные анализа, гибрид имеет преимущества по сравнению с вышеуказанными видами полбы. Таким образом, нами выделены продуктивные формы

Так как выделенные из синтезированного *T. monosocourarticum* формы с пеломким колосом по продуктивности зерновок превосходят однозернянки, стоит попытаться выращивать их в качестве крупной культуры. Поэтому часть полученного материала в настоящее время включена в селекционный процесс. Этим и определяется, кроме теоретического, практическое значение исследования формообразовательного процесса у синтезированных аллотетраплоидных гибридов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- 1 Гандилян П. А., Шакарян Ж. О., Петросян Э. А. Биолог журн. Армении, 39, 1, 5—15, 1986
- 2 Гандилян П. А. Определитель пшеницы, эгилопса, ржи и ячменя. 286. Ереван, 1980.
- 3 Гандилян П. А. Биолог журн. Армении, 43, 2, 154—155, 1990.

Поступило 20.VI 1990 г

Биолог журн. Армении, № 7 (43), 1990

УДК 551.579

### К ВОПРОСУ О КРУГОВОРОТЕ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЛЕСАХ ДИЛИЖАНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Р. Г. РЕВАЗЯН, Э. А. АЙРАПЕТЯН

Институт геологических наук АН АрмССР, лаборатория биогеохимии, Ереван

Выявлены сезонные колебания в содержании элементов питания в древостое и почве. Установлены закономерности обмена химических элементов между почвой и древостоем. Полученные данные могут быть использованы в разработке мероприятий по регулированию биогеохимического круговорота химических элементов в лесных ценозах, а также для контроля над состоянием природной среды.

Բացահայտված են հոգ-բույս ճամակարգում սենդարար տարրերի պարունակության սեզոնային տատանումները, ինչպես և թիմիական տարրերի փոխանակության որոշակի օրինաչափությունները:

Ստացված տվյալները կարող են օգտագործվել անտառային ճամակեցություններում թիմիական տարրերի շրջանառության կենսաներկրագիծիական ցիկլերի կարգավորման, ինչպես նաև բնական միջավայրի վերականգնման ելակետի հերոզ:

Exposed seasonal vibrations of the nutrition elements between forest stand and soil for example forestis of Dilijan reserve. Aciertain definite regularities by movement of chemical elements in separate groups of biogeochemical circulation, in cycle soil-forest stand.

The findings may be used in working out measures by regulation of biogeochemical circulation matters in the forest cenosis and for control over condition of natural surroundings.

*Леса Дилижанского заповедника—биогеохимический круговорот химических элементов.*

За последние три десятилетия накоплено достаточно много данных, касающихся круговорота химических элементов в различных лесорастительных зонах СССР [3, 4, 6]. Эти исследования позволили выявить ряд закономерностей миграции химических элементов, типы химизма и интенсивность биологического круговорота азота и зольных элементов в лесных насаждениях. Основным подходом в этих исследованиях служил метод, разработанный Ремезовым с сотр. [6], который, однако, не полностью раскрывает картину круговорота веществ как динамического процесса [2, 7, 8]. Недостаток его заключается в том, что в нем не учитываются сезонные колебания элементов питания между растением и почвой.

Для выяснения биогеохимической роли лесных ценозов нами проведены систематические исследования по круговороту химических элементов по методике, в которой учтены замечания Тюлина [7].

*Материал и методика* Для выявления характера круговорота химических элементов в лесных ценозах мы провели их сезонные определения в различных органах деревьев, почве и травосте [5].

Химический анализ почвенных и растительных образцов проводили общепринятыми методами [1]. Калий определяли на пламенном фотометре, микроэлементы—методом количественного спектрального анализа на кварцевом спектрографе ИСП-28.

Смешанные почвенные и растительные образцы составляли из 20—25 индивидуальных проб.

Форма древостоя опытного участка—сложная двухъярусная. Первый ярус—дуб, бук, граб, второй—граб, бук, клен (жердняк). Возраст—разновозрастный: дуб V—VII класс, бук, граб IV—V класс. Опытные деревья—V класса возраста. Состав участка: 6Д 3Б 1Г, единично груша, клен, липа. Подлесок—единично жасмин, шиповник, алыча. Полнота—0,7. Бонитет—III.

Материал подвергнут статистической обработке с вычислением средней арифметической ( $\bar{x}$ ) и относительной ошибки выборочной средней ( $\bar{\sigma}$ ).

*Результаты и обсуждение.* Особое место в исследованиях по круговороту химических элементов занимает почва как компонент биогеоценоза и важнейший участок происходящих в нем обменных процессов, при этом, испытывая воздействие других компонентов биогеоценоза, она изменяется в своем составе и свойствах.

Исследования показали, что в почвах Дилижанского заповедника весной в условиях насыщения почвы влагой отмечается сравнительно высокое содержание подвижных форм азота, фосфора и калия (табл. 1). Летом почва обедняется питательными элементами, что, очевидно, связано с интенсивным потреблением питательных веществ за счет всего лесного фитоценоза. Осенью содержание этих элементов понижается. Именно в этот период происходит отток химических элементов из древостоя в почву. Повышение содержания азота, фосфора и калия в почве в этот период объясняется, очевидно, дождями, которые приносят

Таблица 1. Динамика содержания подвижных форм азота, фосфора и калия в почвах под различными породами деревьев, мг на 100 г почвы (среднее за 3 года)

Породы	Май						Июль						Сентябрь					
	N		P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>		K <sub>2</sub> O		N		P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>		K <sub>2</sub> O		N		P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>		K <sub>2</sub> O	
	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$
Дуб	9.0	3.8	17.5	2.5	42.5	2.4	3.3	8.4	17.0	4.1	35.4	2.9	11.3	3.0	23.0	1.7	52.5	2.0
Бук	9.4	6.5	14.8	2.5	39.2	2.3	3.1	17.7	8.7	9.5	26.5	2.4	11.0	5.8	20.2	2.0	43.7	2.3
Клен	10.2	3.8	18.3	3.3	40.8	1.0	4.1	15.6	10.0	7.8	25.2	3.2	13.9	3.1	24.9	2.2	50.2	1.9
Липа	9.0	6.3	22.9	3.6	46.4	1.7	3.8	20.2	16.5	5.0	38.8	1.8	12.6	3.8	28.5	2.6	55.7	1.5
Груша	11.4	5.6	20.1	2.1	36.7	2.5	5.3	13.0	13.2	6.9	25.7	3.6	12.9	3.2	23.3	3.6	49.0	1.6
Грбз	7.4	5.9	18.7	3.1	39.1	2.4	2.9	24.8	11.8	8.3	30.9	1.7	9.4	5.7	24.6	2.6	54.5	1.3

Таблица 2. Динамика содержания азота, фосфора и калия в листьях деревьев, % от сухого вещества (среднее за три года)

Породы	Май						Июль						Сентябрь					
	N		P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>		K <sub>2</sub> O		N		P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>		K <sub>2</sub> O		N		P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>		K <sub>2</sub> O	
	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$	$\bar{x}$	$s\bar{x}\%$
Дуб	2.03	1.3	0.20	10.0	1.23	17.0	3.25	8.3	0.21	4.1	4.57	15.3	1.57	2.5	0.15	6.7	1.57	5.7
Бук	2.0	5.0	0.10	20.0	1.40	10.0	3.0	20.6	0.23	8.6	2.59	8.1	1.21	4.1	0.06	16.7	0.46	8.6
Грбз	2.25	7.5	0.20	5.0	1.74	8.6	3.84	23.7	0.23	21.7	2.86	8.0	1.23	5.6	0.16	6.2	0.30	16.6
Клен	2.44	3.6	0.11	18.2	1.84	4.6	3.11	21.5	0.24	16.6	3.22	8.3	1.66	3.6	0.14	14.3	0.10	10.0
Липа	2.18	3.6	0.14	3.0	2.21	3.6	3.80	21.5	0.27	11.1	4.55	19.3	1.53	5.3	0.16	18.7	1.39	5.7
Груша	2.61	5.7	0.15	6.7	1.88	9.0	2.58	10.8	0.24	16.7	2.97	6.3	1.64	5.5	0.16	12.5	1.16	8.6

Таблица 3. Динамика содержания азота, фосфора и калия в корнях деревьев,

Порода	Май					
	N		P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>		K <sub>2</sub> O	
	$\bar{x}$	sx %	$\bar{x}$	sx %	$\bar{x}$	sx %
Дуб	0.12	14.2	0.18	10.4	0.31	6.4
Бук	0.55	7.2	0.25	8.0	0.20	10.0
Граб	0.70	7.1	0.27	7.4	0.27	7.4
Клен	0.51	3.7	0.31	10.0	0.25	12.0
Липа	0.79	5.0	0.46	8.6	0.29	10.3
Рябина	0.52	7.6	0.32	9.3	0.22	9.0

в почву с водой значительное количество этих элементов, и постепенным затуханием роста деревьев.

Количество элементов питания в фитомассе насаждений является важным показателем биохимического воздействия древостоя на почву. По нему можно судить, в частности, о том, насколько интенсивно лесные насаждения отчуждают химические элементы из биогеохимического круговорота веществ.

Как показывают данные табл. 2, содержание азота, фосфора и калия в листьях изучаемых пород деревьев весной небольшое, летом повышается, а к концу вегетации значительно снижается. Очевидно, здесь имеет место осенний отток питательных веществ из листьев, который предотвращает их потери с листопадом. Однако говорить однозначно об оттоке элементов из листьев в предлистопадный период нельзя, тем более, что на содержание их в листьях среди других факторов влияет и вымывание атмосферными осадками.

Аналогичная картина в отношении динамики содержания азота, фосфора и калия отмечается и в корнях различных пород деревьев (табл. 3), где содержание основных питательных элементов в мае небольшое, в июле—повышается, а в сентябре значительно снижается.

В исследованных лесах возврат отдельных элементов выражен различными величинами (табл. 4), при этом ежегодно на 1 га возвращается я

Таблица 4. Содержание и возврат химических элементов в почву через опад

	Процент от сухого веса*														
	кг/га														
	N	P	K	Ca	Mg	S	Si	Mn	Cu	Mo	B	Fe	Ni	Ti	Co
Опад	1.06	0.17	0.4	1.6	0.29	0.75	0.5	0.03	0.002	0.001	0.02	0.06	0.0004	0.01	0.007
48 кг/га	50.9	8.2	26	0.76	8.13	9.6	0.24	0.14	0.09	0.05	0.9	2.9	0.02	5	0.03

В числителе—содержание химических элементов в опаде; в знаменателе—возврат химических элементов в почву.

в почву с растительным опадом: азота—51 кг, фосфора 8.0, калия—26 и зольных элементов 156 кг. Количество возвращающихся с опадом в почву элементов представляет следующий убывающий ряд:  $Ca > N > S > K > Si > Mg > P > Fe > Mn > B > Ti > Cu > Mo > Ni > Co$ . Наибольшая

от сухого вещества. (среднее за 3 года)

Июль						Сентябрь					
N		P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>		K <sub>2</sub> O		N		P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>		K <sub>2</sub> O	
$\bar{x}$	$\overline{sx} \%$	$\bar{x}$	$\overline{sx} \%$	$\bar{x}$	$\overline{sx} \%$	$\bar{x}$	$\overline{sx} \%$	$\bar{x}$	$\overline{sx} \%$	$\bar{x}$	$\overline{sx} \%$
0.15	6.6	0.46	8.6	0.29	10.3	0.22	9.0	0.32	12.5	0.24	8.3
0.51	7.4	0.28	7.1	0.23	8.0	0.36	8.3	0.17	11.7	0.19	10.5
0.68	7.3	0.23	8.6	0.28	10.7	0.16	8.6	0.15	13.3	0.21	9.5
0.54	9.2	0.26	7.6	0.29	10.3	0.13	9.3	0.16	12.5	0.17	11.7
0.81	7.4	0.44	9.0	0.25	10.7	0.51	9.8	0.31	12.9	0.21	14.2
0.48	8.3	0.25	10.7	0.19	5.2	0.31	12.1	0.21	9.5	0.19	10.5

доля приходится на древесный ярус. Опад травяной растительности составляет 3,2% от общего веса опада, что в данных условиях не играет существенной роли в обмене между почвой и древостоем, несмотря на повышенное содержание в них основных питательных элементов.

Таким образом, полученные данные позволили заключить, что потоки химических элементов в системе древостой—почва составляют значительную долю от общего потока элементов в лесных ценозах. С учетом временной утраты элементов питания из почвы и возврата их с опадом можно отметить присущий этим ценозам сравнительно интенсивный обмен вещества и его влияние на соотношение химических элементов в почве. Полученные результаты дают определенное представление о характере круговорота веществ в лесах Дилижанского заповедника и могут быть использованы при разработке мероприятий по регулированию биогеохимического круговорота химических элементов в лесных ценозах и для контроля над состоянием природной среды.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Агрохимические методы исследования почвы. М., 1954.
2. Винокуров М. А., Тюрменко А. П. Почвоведение. 7, 1958.
3. Казимиров Н. И., Морозова Р. М. Биологический круговорот веществ в ельниках Карелии. Л., 1973.
4. Мананов К. Н., Никонов В. В. Биологический круговорот минеральных элементов и почвообразование в ельниках Крайнего Севера. Л., 1981.
5. Программа и методика биогеоценологических исследований. М., 1974.
6. Ремезов Н. П., Быхова Л. И. и Смирнова К. М. Тр. Ин-та леса АН СССР, 24, 1955.
7. Тюлин А. Ф. Тр. Ин-та леса АН СССР, 23, 1954.
8. Тюрюканов А. Н., Снакин В. В. В кн.: Биосфера и почвы. М., 1976.

Поступило 27.IV 1989 г.

## К ВОПРОСУ О ВОДНОМ РЕЖИМЕ ОДНОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ ПОЛУПУСТЫННОЙ ЗОНЫ АРАРАТСКОЙ КОТЛОВИНЫ

И. А. ПАПИКЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

Показано, что однолетние растения полупустынной зоны, несмотря на общность условий произрастания, имеют специфические адаптационные черты водообмена и неодинаковую амплитуду изменения его показателей. Водоудерживающая способность листьев является одним из основных показателей, характеризующих их устойчивость.

Գրասխանարտադրին զուտու միամյա բույսերի 15 տեսակների ջրային փոխանակությունը ցույց տվեց, որ այդ բույսերը, չնայած աճի պայմանների բնականորոշմանը, ունեն ջրափոխանակության չորահատուկ ադապտացիոն գծեր և այդ ջրափոխանակության ցուցանիշների փոփոխման տարրեր ամպլիտուդաներ: Զրապահանջանության հատկությունը տերերների մոտ համարվում է փմնական ցուցանիշներից մեկը՝ բնութագրելով դրանց կայունությունը:

It has been observed that the annual plants of the semidesert zone of Ararat hollow in spite of the common character of the conditions of growth have specific adaptations lines of water-exchange and an amplitude of change for its indices. The water keeping ability of the leaves is one of the main indices characterizing its stability.

*Полупустынная зона Араратской котловины — растения однолетние — водный режим.*

Исследование водообмена травянистых растений является одним из направлений в комплексе работ по изучению биоценозов. Такого рода исследования необходимы для выяснения вопросов адаптации и основных процессов жизнедеятельности растений. В этом аспекте небезынтересно выделение определяющих показателей водного режима и их связи у различных видов в одном и том же сообществе.

**Материал и методика.** Опыты проводили в мае месяце в одно и то же время суток (12—14 ч) на одном и том же участке фитоценоза предгорной полупустынной зоны Араратской котловины. СВ и листья учитывали общепринятым весовым способом. РВД от полного насыщения и сублетальный КВД определяли по методу Горышиной и Самсоновой [1]; ИТ—методом быстрого взвешивания [4] на горсионных весах с пятиминутной экспозицией; водоудерживающую способность—эксикаторным методом (растения помещали в эксикатор с соляной кислотой).

Исследовали следующие 15 видов

1. *Tripleurospermum parviflorum* (Willd.) Pobel — трехреберник мелкоцветковый
2. *Consolida persica* (Boiss.) Schroeding — гокирка персидская
3. *Xeranthemum squarrosum* Boiss. — сух швет рапсодыранный
4. *Trigonella radiata* (L.) Boiss. — пажитник лучевой
5. *Sideritis montana* L. — железница горная

Сокращения: СВ—содержание воды; РВД—реальный водный дефицит; КВД—критический водный дефицит; ИТ—интенсивность транспирации; ПС—потенциал сухости.

6. *Ziziphora persica* Bunge — зизифора персидская
7. *Herniaria glabra* L — грыжник гладкий
8. *Lepidium vesicarium* L. — каповник пузырчатый
9. *Alyssum desertorum* Stapf. — бурачок пустынный
10. *Euclydium syriacum* (L.) R. Br. — крепкоплодник сирийский
11. *Bromus tectorum* L. — коостер кровельный
12. *Sediditza florida* (Bieb.) Boiss. — зейдлиция цветистая
13. *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski — мартук пшеничный
14. *Aegilops tauschii* Cosson — эгилопс Тауша
15. *Artemisia fragrans* Willd. — полынь душистая.

**Результаты и обсуждение.** Анализ данных показал, что наиболее высокой оводненностью отличаются листья зейдлиции цветистой (82,9%). Видимо, ее лежащие стебли дают возможность транспортировать сравнительно меньше влаги и удерживать влагу в мясистых листьях. У ряда видов содержание воды практически одинаковое ( $\pm 2-5\%$ ): сокирки персидской, пажитника лучевого, крепкоплодника сирийского, бурачка пустынного. Низкие показатели СВ отмечены у эгилопса Тауша (48,4%) суховета растопыренного (45,4%) и мартука пшеничного (39,8%).

Максимальный реальный водный дефицит отмечен у мартука пшеничного (62,4%). Одинаковые значения его отмечены у грыжника гладкого, крепкоплодника сирийского (33,3%) и полыни душистой (30,4%). У остальных видов этот показатель колеблется между 10,7 и 16,0%. Сублетальный дефицит — в пределах 46,1 — выявлен в листьях крепкоплодника сирийского и мартука пшеничного (73,4%), при этом растения сохраняли жизнедеятельность.

Сопоставление критического водного дефицита с реальным в природе позволяет заключить, что самый низкий КВД выше на 11,0—13,2% от абсолютных максимумов, которые наблюдаются в естественных условиях. Исходя из этого можно полагать, что водный баланс исследуемых видов в самое напряженное время дня находится в уравновешенном состоянии. По данным Спивак [8], в самых засушливых условиях фотосинтез не прекращается, даже при очень высоком водном дефиците. Адаптация растений при высоком дефиците достигается отчасти путем стабилизации сбалансированного водного режима, для сохранения оптимального уровня обращения влаги.

Наиболее изменчивым показателем водного режима растений, как известно, является ИТ. Низкие значения ее отмечены у полупустынных видов: минимальное—0,0012 г/г час—у сокирки персидской, максимальное—0,0125 г/г час—у пажитника лучевого. Как видно, амплитуда колебаний ИТ невелика. Приспособление к условиям полупустынной аридной зоны у однолетников выражается в поддержании сравнительно высокого уровня оводненности тканей листа за счет низкого расхода его на транспирацию. Общеизвестно, что низкий уровень водного баланса не может обеспечить высокую производительность биологической массы. Согласно данным Свешниковой [6], максимум и минимум величин транспирации характеризует важную сторону водного баланса—степень его подвижности.

Анализируя данные о водоудерживающей способности листьев, следует отметить, что этот показатель в исследуемых условиях наиболее

высокий у зейдлиции цветистой, пажитника лучевого, железницы горной, трехреберника мелкоцветкового, клоповника пузырчатого, крепкоплодника сирийского. Наименьшая ВС у эгилопса Тауша—22,1% при содержании воды, равном 48,8%, КВД—22,2%, РВД—12,5%, зейдлиция цветистая, имея одинаковый с эгилопсом Тауша ПС (0,55 и 0,56%) и почти равные РВД (16,0 и 12,5%) и КВД (29,2 и 22,2%), сохраняет высокое содержание воды в листьях благодаря высокой ВС. Видимо, при этом большую роль играют также особенности структуры надземных органов и объем подземных. Известно, что у однолетних растений содержание воды в подземных органах превалирует над таковым в надземных. Исследования Горшковой и Копытовой [2] показали, что степные растения различных экологических групп Забайкалья по запасу воды в корнях отличаются в еще большей степени, чем по содержанию воды в листьях. Согласно Зялалову [3], водоудерживающая способность растений определяется водной проводимостью, а не водоудерживающей способностью тканей. В условиях засухи происходит уменьшение водной проводимости, что сокращает водоотдачу. По автору, при засухе снижается ВС, при этом неизбежно уменьшается химический потенциал воды, повышается сосущая сила, что рассматривается как ответная реакция, направленная на удержание воды и восстановление водного баланса.

По полученным нами данным, растения с низкой водоудерживающей способностью избегают большого расхода воды как путем снижения СВ, так и повышения ПС, что, несомненно, связано с биологическими особенностями вида.

Данные ВС не коррелирует с ИТ, но согласуются с общим СВ в листьях. Например, у зейдлиции цветистой, трехреберника мелкоцветкового, пажитника лучевого высокая ВС (73,7, 69,4 и 64,3%) соответствует высокому содержанию воды в листьях (82,9, 72,4, 67,1%) с неодинаковой ИТ (0,0058, 0,0036 и 0,0125 г/г час.).

Самый высокий реальный дефицит испытывает мотузок пшеничный (62,4%), характеризующийся низкой водоудерживающей способностью (31,1%) и низким содержанием воды в листьях (39,8%). Обычно растения с низкими значениями ВС повышают оводненность, но в условиях Муса-лера не все растения подчинены этой закономерности.

Рахимова [5] пришла к заключению, что изученные ею виды (40) в условиях аридной зоны Узбекистана неравноценны по приспособительным возможностям, определяющим их способность к переживанию экстремического периода; по комплексу биоэкологических признаков эти виды были разделены на 6 экологических групп, каждая из которых представляет собой совокупность растений с особой адаптационной системой, представляющей присущее только ей сочетание биоморфологических и эколого-физиологических особенностей, обеспечивающих сохранение жизнедеятельности растений в конкретной среде.

У 1/3 исследуемых видов потенциал сухости находится в пределах 0,81—0,85%: сухоцвет растопыренный, трехреберник мелкоцветковый, сокирка персидская, пажитник лучевой, железница горная, грыжник гладкий, клоповник пузырчатый, крепкоплодник сирийский.

У более половины видов ПС составляет 0,72—0,79%, у зейдлицы цветистой, эгилопса Гауша и костера кровельного он составляет 0,55—0,68%. Большинство видов с высокой ПС отличается высокой ВС, например, трехреберник мелкоцветковый, сокирка персидская, пажитник лучевой и др. Надо полагать, что между ПС и ВС существует прямая зависимость.

По скорости обращения воды из исследуемых растений можно выделить грывник гладкий, у которого коэффициент скорости равен 0,000998, остальные виды следует сгруппировать в две группы. Первую группу составляли растения со скоростью влагообмена в пределах 0,0001, сюда вошли 9 видов—сухоцвет растопыренный, пажитник лучевой, зизифора персидская, грывник гладкий, клоповник пузырчатый, бурачок пустынный, крепкоплодник сирийский, муртук пшеничный, эгилопс Гауша. Остальные растения, характеризующиеся сравнительно меньшей скоростью обращения воды (0,00001), входят во вторую группу. Скорость обращения влаги, являясь показателем подвижности влагообмена растений, нам кажется, может вместе с другими эколого-физиологическими показателями определять продуктивность видов и сообществ.

Изучение водного режима растений в суровых климатических условиях пустыни Гоби, по данным Свешниковой, Бобровской и Цэнд [7], подтверждает поразительную лабильность основных жизненных процессов, определяющую их жизнестойкость.

Вышеизложенное позволяет заключить, что растения одного сообщества, несмотря на общность условий произрастания, имеют неодинаковые адаптационные возможности водообмена и различную амплитуду изменения его показателей. Водоудерживающая способность листьев является одним из основных показателей, характеризующих устойчивость однолетних растений полупустынной зоны Араратской котловины.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Горышина Т. К., Самсонова Л. И. Бот. журн., 51, 5, 1966
2. Горшкова А. А., Колытова Л. Д. В кн.: Водный обмен в основных типах растительности СССР, 149—154, Новосибирск, 1975.
3. Зябалов А. А. Автор докт. дисс. Киев, 1985.
4. Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. Бот. журн., 35, 2, 1950.
5. Рахимова Тура, Автореф. докт. дисс., Ташкент, 1988.
6. Свешникова В. М. В кн.: Проблемы ботаники, 7, М.—Л., 1965.
7. Свешникова В. М., Бобровская Н. И., Цэнд Ш. Бот. журн., 61, 1, 1976.
8. Сливак Л. И. В кн.: Водный обмен в основных типах растительности СССР, 155—159, Новосибирск, 1970.

Поступило 4.IV 1990 г.

## СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЮЦЕРНЫ ПРИ СВОБОДНОМ ОПЫЛЕНИИ И САМООПЫЛЕНИИ

А. М. АГАДЖАНИЯН, М. Х. КАЗАРЯН

Институт земледелия Госагропрома АрмССР, г. Эчмиадзин

Показано, что при обычном принудительном самоопылении резко снижается завязываемость бобов и их осемененность. В условиях искусственного триппинга значительно повышается завязываемость бобов и общая семенная продуктивность растений, которая, однако, еще сильно уступает таковой при свободном опылении. Установлена прямая коррелятивная связь между степенью самофертильности растения люцерны и величиной продуктивности семян при свободном опылении.

*Ուսումնասիրվել է մշակովի ապուլտի բույսերի ռեակցիան փառսոման տարրեր ձևերի նկատմամբ: Յույց է տրված, որ սովորական հարկադիր իներտփառսոման ղեպքում տեղի է ունենում բնական կազմակերպման և նրանց սերմակալման խիստ նվազում: Արհեստական տրիպինգի պայմաններում Վզայրերն բարձրանում են բնական կազմակերպման՝ աստիճանը և նրանց սերմատվության ջուցանիշները, որոնք սակայն ղեռն խիստ զիջում են ազատ փառսոմից աստցված համապատասխան արդյունքներին:*

*Բացահայտված է ուղիղ կորելացիոն կապ իներտփառսոմության և ազատ փառսոման պայմաններում սերմատվության միջև:*

An abrupt reduction of bean-set and their seedformation has been observed under simple forced self-pollination. Under the conditions of artificial tripping the bean-set as well as the general seed productivity of the plants are considerably increased, the latter is still inferior to that of natural pollination. A direct correlative relation between the extent of self-fertility of plants of lucerne and the productivity of seeds under natural pollination has been fixed.

*Растение люцерны—самоинсовместимость—свободное опыление—самоопыление—семенная продуктивность.*

Проблема внутривидовой несовместимости в настоящее время занимает ключевое положение в селекции перекрестноопыляемых энтомофильных растений. Как известно, в условиях интенсивной химизации сельского хозяйства значительно сократилась численность насекомых-опылителей, что в свою очередь привело к заметному снижению семенной продуктивности энтомофилов [10, 13, 17]. Поэтому возникла настоятельная необходимость изменения систем размножения насекомоопыляемых растений. Культурная тетраплоидная (2n=32) люцерна (*Medicago sativa*) преимущественно самоинсовместима и также испытывает серьезное давление стресса. В этих условиях первостепенное значение приобретает разработка эффективных методов селекции на самофертильность. В этой связи изучение реакции растений люцерны на различные способы опыления и выявление возможной коррелятивной связи между уровнем самофертильности и величиной продуктивности семян при свободном опылении являются важными звеньями в решении проблемы.

**Материал и методика.** Объектом исследований служила люцерна посевная (сорт Апаранская местная). Для оценки степени самонесовместимости растений использовали два варианта экспериментального самоопыления: обычное принудительное (незрелые соцветия заключали в изоляторы из кальки и оставляли до созревания бобов); искусственный триппинг, при котором соцветия также брали под изоляторы, а через 5—6 дней легким нажатием пинцетом на основание лодочки каждого распустившегося цветка проводили вскрытие, после чего их снова изолировали и опять оставляли до уборки. Третьим вариантом служило свободное опыление (эквивалентные соцветия отмечали этикетками и оставляли до созревания бобов). Для каждого варианта на растениях использовали по 100 цветков. Величину самонесовместимости—самосовместимости определяли по завязываемости бобов и их осемененности, а также по комплексному признаку числа семян на цветок (частное от деления общего количества семян в бобах на число проанализированных цветков). Полученные данные подвергали математической обработке [7]. Опыты проводили на Эчкинадзінской экспериментальной базе АриНИИ земледелия.

**Результаты и обсуждение.** В табл. 1 приведены результаты изучения реакции растений люцерны на различные способы опыления. Представленные данные свидетельствуют о низкой семенной продуктивности люцерны в наших условиях. Главным образом это связано со снижением осемененности бобов (число семян на боб—3,19), так как завязываемость их достаточно высокая (среднее значение признака—61,3%).

Таблица 1. Реакция растений люцерны посевной (сорт Апаранская местная) на различные способы опыления

Способ опыления	Общее число растений	Число растений, завязавших бобы при самоопылении	Средняя завязываемость бобов, %	Число семян на	
				боб	цветок
Свободное опыление	272	—	61,3±6,4	3,19±0,28	1,84±0,11
Обычное самоопыление	272	177	8,4±1,7	2,60±0,37	0,23±0,04
Искусственный триппинг	272	241	23,0±7,3	2,28±0,28	0,56±0,16

Известно, что потенциально семенная продуктивность люцерны посевной может достичь 10 семян на боб [5]. В условиях свободного опыления основная масса растений сосредоточена в группе, где процент завязываемости бобов составляет 50—80%.

При обычном самоопылении резко снижаются показатель завязываемости бобов (среднее значение признака—8,4%) и число семян на цветок (0,23). Это обусловлено тем, что из 272 проанализированных растений 95 (34,9%) вовсе не завязали бобов, а 149 (54,8%) оказались низкосамофертильными (с завязываемостью бобов 0,1—20,0%).

При искусственном триппинге по сравнению с обычным самоопылением завязываемость бобов и число семян на цветок значительно выше. В среднем они составляют 23,0% и 0,56 соответственно. Более высокие показатели самофертильности при искусственном триппинге свидетельствуют о низком проценте растений с автотриппингующими цветками в изученной выборке сорта Апаранская местная. В целом результаты испытания в условиях искусственного триппинга несравнимо ниже, чем при свободном опылении. Так, если число семян на цветок при

перекрестном опылении принять за 100, то выраженность признака при обычном самоопылении и искусственном триппинге составил 9,1 и 28,3% соответственно.

Интересно отметить, что как в условиях свободного опыления, так и при экспериментальном самоопылении степень завязываемости бобов и продуктивность семян сильно варьируют. О полиморфизме растений люцерны по степени самонесовместимости подробно будет изложено в следующем сообщении.

Анализ результатов исследований выявил определенную корреляционную связь между самоопылением и свободным опылением. 272 проанализированных растения были разбиты нами на 3 группы по их реакции на обычное самоопыление (табл. 2). В первую группу вошли рас-

Таблица 2. Семенная продуктивность люцерны при свободном опылении и искусственном триппинге в зависимости от степени развития признака автофертильности при обычном самоопылении

Среднее значение признака числа семян на цветок при обычном самоопылении	Число растений	Свободное опыление				Искусственный триппинг			
		завязываемость бобов, %	число семян на		завязываемость бобов, %	число семян на			
			боб	цветок		боб	цветок		
0,00	95	54,5±2,6	2,88±0,69	1,59±0,09	12,0±1,4	2,15±0,13	0,25±0,03		
0,05	88	62,7±2,3	2,91±0,11	1,80±0,10	21,4±1,6	2,26±0,09	0,50±0,05		
0,48	89	67,4±2,4	3,23±0,11	2,19±0,12	34,3±2,5	2,46±0,08	0,85±0,07		

тения, которые при самоопылении вовсе не завязали бобов. Во вторую—растения, давшие при обычном самоопылении от 0,01 до 0,11 семян на цветок (среднее значение признака—0,05). Третья группа представлена растениями, давшими в условиях обычной изоляции от 0,12 до 2,40 семян на цветок (среднее значение признака—0,48). Выяснилось, что первая группа при свободном опылении и искусственном триппинге по всем признакам, определяющим семенную продуктивность, в определенной мере уступала второй и, особенно, третьей группе. Так, завязываемость бобов при свободном опылении в первой группе составляла 54,5; во второй—62,7; в третьей—67,4%, а число семян на цветок—1,59; 1,80; 2,19 соответственно. Более заметное повышение этих показателей в третьей группе по сравнению с первыми двумя происходит при искусственном триппинге. Так, завязываемость бобов в условиях искусственного вскрытия распустившихся цветков в первой группе составляла 12,0, во второй—21,4, в третьей—34,3%, а число семян на цветок—0,25; 0,50; 0,85 соответственно. Полученные данные показывают, что чем выше автофертильность растений, тем выше и продуктивность семян при свободном опылении люцерны. Подобная закономерность—положительная зависимость между автофертильностью растений и их плодовитостью в условиях свободного опыления—установлена также в исследованиях ряда авторов [1—4, 6, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 18]. На основании этой закономерности возникает возможность повышения авто-

фертильности популяций в результате массовых отборов на высокую семенную продуктивность при свободном опылении.

Таким образом, результаты исследований на люцерне посевной показывают, что в условиях обычного самоопыления резко снижаются завязываемость бобов и продуктивность семян. Показатели указанных признаков заметно повышаются при искусственном триппинге. Литературные и собственные данные указывают на наличие прямой корреляционной связи между уровнем самофертильности и величиной продуктивности семян при свободном опылении растений. Установленная закономерность может являться важной предпосылкой усовершенствования методов селекции на самофертильность.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Агаджанян А. М. Биолог. журн. Армении, 38, 2, 134—143, 1985
2. Агаджанян А. М. Биолог. журн. Армении, 39, 3, 227—235, 1986.
3. Анохина Т. А. Автореф. канд. дисс., 19, Минск, 1977.
4. Бобер А. Ф., Мирюта О. К., Башкирова Н. В., Корчинский А. А. Тез. докл. IV съезда генетиков и селекционеров Украины, 4, Киев, 1981
5. Верещински В. А., Колесникова Н. Л. Сб. научн. тр. по прикл. бот., генет. и селекции 99, 23—27, Л., 1986
6. Дарвин Ч. Сочинения, 7, 31—251, М.—Л., 1948
7. Даслехов Б. А. Методика полевого опыта, М., 1973.
8. Железнов А. В. В кн.: Цитология и генетика культурных растений, 101—112, Новосибирск, 1967.
9. Навков А. И., Дзюбенко Н. И. Докл. ВАСХНИЛ, 3, 14—15, М., 1983.
10. Коваленко В. И., Бачинская Л. М., Лалчев А. В., Сметанин Н. И. Сельскохозяйственная биология, 8, 43—53, 1983.
11. Нарбут С. И. В кн.: Исследования по генетике, 1, 139—146, Л., 1961.
12. Палилов А. И., Корпусенко Л. И. В кн.: Исследования по теоретической и прикладной генетике, 130—135, Минск, 1975
13. Палилов А. И., Хотылева Л. В., Савченко А. П., Корпусенко Л. И., Анохина Т. А., Палкина Т. П., Данилов А. С. Полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости, 248, Минск, 1981.
14. Терещенко Н. М., Петков В. В., Билецкий А. И. В кн.: Селекция, семеноводство и агротехника кормовых культур для юга Украины, 46—53, Одесса, 1983.
15. Терещенко Н. М., Билецкий А. И., Петков В. В. Пути развития современного семеноводства зерновых культур, 70—74, Одесса, 1986
16. Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П. Цитология и генетика, 5, 1, 3—9, 1971.
17. Шумный В. К., Коваленко В. И., Квасова Э. В., Колосова Л. Л. Генетика, 11, 1, 25—35, 1978.
18. Hoesa T., Bugtus J. Pflanzenzücht., 90, 2, 172, 1983

Поступила 22 III 1990 г.

## АРХИТЕКТОНИКА СТЕБЛЕЙ *ZEA MAYS L.*, *SORGHUM VULGARE L.*

Г. М. САРКИСЯН, И. П. ХУРШУДЯН

Армянский сельскохозяйственный институт, кафедра ботаники, Ереван

На основании изучения анатомо-морфологических особенностей стеблей сорго и кукурузы, обеспечивающих их прочность и устойчивость к механическим воздействиям внешней среды, предлагается использовать принципы строения стеблей в инженерных конструкциях, в частности, в высотных сооружениях.

*Ուսումնասիրված են հիբրուսոցրնի և սորգոյի ջազուների անատոմոմորֆոլոգիական — անենատոմոմորֆոլոգիաները, որոնք ապահովում են նրա ամրամշտուր և կայունությունը շրջան միջավայրի մեխանիկական ազդեցությունների նախնակ:*

*Ուսումնասիրվում է սորգոցրնի և սորգոյի կառուցվածքի սկզբունքները քիմիական կենսաբանական կողմից, որոնք ապահովում են նրա ամրամշտուր կայունությունը:*

It is offered to use the principles of the stems texture in the engineering constructions, particularly in high-rise buildings based on the study of the anatomic-morphological peculiarities of the stems of sorghum and maize providing their solidity and stability towards the mechanical influence of the external environment.

*Архитектура стеблей сорго и кукурузы — инженерные конструкции.*

Еще издавна человек применял законы строения живых организмов в своей повседневной практике.

Имея в своей структуре различные ткани, растения могут быть уподоблены инженерным конструкциям, выполненным из композиционных материалов. Так, при сопоставлении растений с прямоходящими стеблями с железобетонными конструкциями обнаруживается, что в обоих случаях в менее прочной объемистой массе (мягкие паренхимные ткани — бетон), распределен более прочный и жесткий материал (механические ткани — арматура). При таком сравнении выявляется преимущество растений, заключающееся, в частности, в высокой устойчивости их к продольным и поперечным нагрузкам при наименьшем весе. Эта способность растений обусловлена их морфологическими особенностями, рациональным расположением несущих механических тканей по сечению стебля, определенным соотношением механических показателей отдельных тканей, обеспечивающих, по-видимому, совместную работу при различных деформациях.

В этой связи естественно предположить целесообразность использования принципов строения растений в инженерных конструкциях.

Цель настоящих исследований — изучить архитектуру стебля кукурузы, сорго и наметить возможность применения некоторых ее особенностей при конструировании высотных сооружений.

*Материал и методика.* Исследовали стебли кукурузы ВИР-42 и сорго Венковин-629, выращенных в Абовянском районе АрмССР. Выбирали окончательно оформившиеся растения с наиболее прямыми стеблями высотой модального класса. Продольные размеры стебля определяли с помощью линейки с точностью измерений до 1 мм. Для измерения диаметра стебля использовали оптический метод.

Анатомические срезы производили в поперечном направлении стебля по всей длине.

*Результаты и обсуждение.* Сравнительное изучение исследуемого материала выявило определенное сходство анатомо-морфологических особенностей кукурузы и сорго, обеспечивающих их прочность и устойчивость. Вследствие анатомо-морфологических особенностей этих культур жесткость стеблей по их длине меняется в определенной закономерности, согласно которой в целом имеет место уменьшение жесткости стебля от комля к вершине, за исключением отрезка от корневой шейки до первого узла (первое междоузлие), в котором диаметры стебля и узла относительно малы по сравнению с таковыми верхнего междоузлия.

Гибкость этого участка создается за счет относительно меньших величин показателей механических свойств тканей [5].

На основании анализа кинограмм колебаний стебля под напором ветра полученных скоростной киносъёмкой, вышеописанное можно объяснить необходимостью в «податливости» стебля и его нижней части, изгибающегося при сильном напоре ветра.

Растущие из нижней части стебля придаточные корни, выполняющие, по-видимому, функцию вантовой системы, удерживают этот «ослабленный» участок стебля от чрезмерного изгиба. Исследование механических свойств придаточных корней выявило их большую деформативность наряду с достаточной прочностью.

Наиболее гибким участком стебля является самое верхнее междоузлие (от верхнего узла до метелки), что связано с резким уменьшением диаметра стебля, позволяющим этой части изгибаться и уменьшать свою парусность под напором ветра.

Определенная способность к изгибу отдельных участков стебля обеспечивается и различной формой узлов. Если в нижней части они бочкообразны, то к середине распрямляются, а уже в верхней части стебля приобретают форму вогнутого цилиндра—катены.

На основании характера деформации узлов при воздействии ветра было установлено, что узлы злаковых, в частности пшеницы, играют роль диафрагмы жесткостей [1]. Однако более тщательное изучение деформации стеблей путем скоростной киносъёмки показало, что самый верхний узел, имеющий форму катены и деформирующийся в определенных пределах, играет роль податливой опоры. Нижние же бочкообразные узлы гофрированы и по характеру деформации представляют собой диафрагмы жесткостей. Иногда поперечное сечение самого верхнего узла приобретает форму пятиконечной звезды.

Исследование консольных балок с различной формой сечения, созданных по аналогии со стеблем растений, показало, что жесткость

при сечении в виде пятиконечной звезды при поперечном изгибе больше, чем при круглом сечении на 20,4%, а декремент свободного колебания в среднем на 70%. Следовательно, звездчатое сечение узла, наряду с увеличением жесткости, способствует гашению колебаний стебля.

Характер деформации стебля на разных участках его зависит и от степени гофрированности эпидермы. Как известно из строительной механики, гофрированное круглое сечение по сравнению с таковым без гофра более жесткое, т. е. наличие ребер жесткости обеспечивает необходимую устойчивость конструкции при наименьшей затрате материала. Если в целом степень гофрированности уменьшается от верхних междоузлий к нижним, то в пределах одного междоузлия (за исключением самого верхнего) она увеличивается от его середины к узлам, способствуя тем самым их работе в качестве диафрагм жесткости. У верхнего же междоузлия гофрированность понижается от узла к вершине, что уменьшает аэродинамическое сопротивление при сильном напоре ветра, так как наличие гофра ослабляет завихрение ветра вокруг стебля.

По всей вероятности, под воздействием циклической нагрузки ветра формируется и форма стебля сорго в области метелки, имеющей до середины его длины треугольное сечение, сменяющееся затем эллипсисом. У кукурузы же метелка ребристая с сечениями в виде пяти- или шестиконечной звезды.

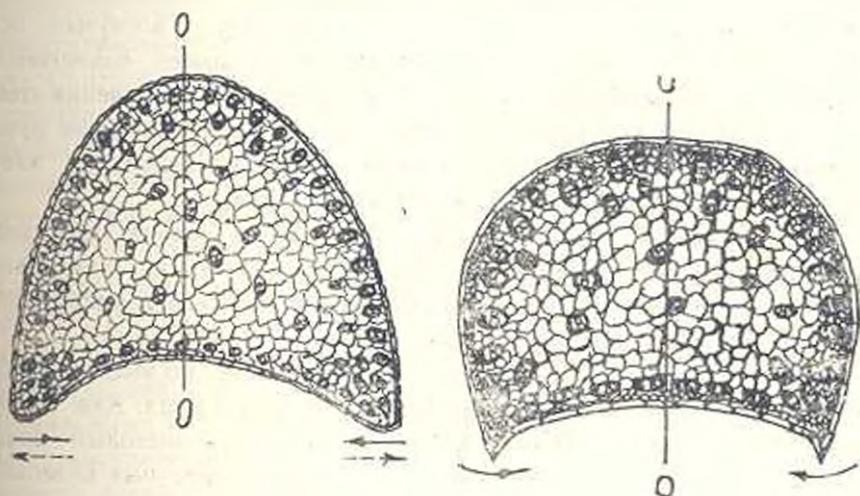
Интересно решено повышение пространственной жесткости стебля у кукурузы. На отдельных его междоузлиях, начиная с четвертого, возникает одна продольная борозда, причем на каждом последующем междоузлии место расположения ее меняется в диаметрально противоположную сторону. Обычно с шестого междоузлия она расширяется и углубляется (на участке расположения початка), сохраняя свою форму до восьмого-девятого междоузлия, а затем уменьшается в размерах и исчезает.

Зачастую форма поперечного сечения стебля и узлов на отдельных участках (чаще первые четыре междоузлия) становится овальной в сторону доминирующего направления ветра, что повышает геометрическую жесткость в этом направлении и уменьшает аэродинамическое сопротивление. Можно констатировать и некоторое увеличение площади под склеренхимной тканью на поперечном срезе стебля в направлении ветра.

Обратимся к анатомическим особенностям стебля изучаемых культур, обуславливающим вместе с морфологическими особенностями их архитектуру. Здесь под утолщенными клетками эпидермы расположены 1—3-рядный слой склеренхимных клеток, прерывающийся короткими промежутками паренхимной ткани на самых верхних междоузлиях. Со склеренхимным кольцом сливаются расположенные в 2—3 ряда крупные сосудисто-волоконные пучки, обеспечивающие в основном устойчивость стебля к продольно-поперечным нагрузкам (ветер, атмосферные осадки, собственный вес и др.). Сосудисто-волоконные пучки, расположенные в паренхиматической ткани ближе к центру,

в строительно-механическом отношении играют менее значительную роль.

У сорго и кукурузы в пределах двух нижних междоузлий пучки расположены на периферии, соединены склеренхимными клетками, особенно тесно в первом ряду. На более верхних междоузлиях межпучковые склеренхимные связки, постепенно сужаясь, почти исчезают.



Поперечное сечение стебля кукурузы посередине шестого междоузлия на участке расположения початка (увел. 5).

Таким образом, у обеих культур склеренхимное кольцо и склеренхимные «обложки» пучков образуют единое волнистое «механическое» кольцо, повышающее жесткость стебля. В целом толщина «механического» кольца уменьшается в направлении от комля в вершине. Исключение составляет опять же участок от комля до первого узла, где наблюдается некоторое уменьшение толщины указанного кольца и образование полости, которое наряду с уменьшением диаметра стебля способствует повышению деформативности стебля в этой зоне.

Со строительно-механической точки зрения интересна форма пучков кукурузы и сорго. Если на периферии сечения пучки заметно вытянуты и направлены к его середине, то ближе к центру они приобретают округлую форму. Соотношение диаметров эллипсных пучков на периферии сечения стебля колеблется в среднем в пределах  $1,4 \div 1,6$ . Очевидно, такая форма в связи с увеличением площади контакта пучка со склерифицированной паренхимной тканью повышает «совместность» их работы [3]. Она увеличивает также жесткость стебля, так как возрастает момент инерции сечения пучков относительно центра сечения стебля. В пределах одного междоузлия эллипсность сечения пучков увеличивается от его середины к узлам, что, естественно, повышает жесткость сечений, примыкающих к узлам. Для пучков, расположенных посередине нижних междоузлий, вытянутость не характерна. Аналогичная картина наблюдается и в отношении ширины склеренхимной обложки пучков. Описанные изменения формы пучков и их склерен-

лимных обложек по длине междоузлия, наряду с формой узлов, способствуют их «работе» и качестве диафрагм жесткости.

Интересна архитектоника эпидермальной ткани с утолщенными стенками на самых нижних междоузлиях, играющей помимо прочего и роль демпфера при изгибных колебаниях стеблей под напором ветра. При изгибе стебля полости клеток деформируются и тем самым гасят колебания.

В листовых пазухах, где расположены початки, поперечное сечение стебля приобретает форму, близкую полуэллипсу с вогнутым основанием (рис.). В вогнутой части сечения расположен единственный ряд одиночных невытянутых пучков. В остальных частях сечения стебля пучки более мощные, овальные и вытянуты к центру. Скопление пучков наблюдается по углам сечения, где имеет место концентрация напряжений при поперечно-продольном изгибе стебля.

Наблюдения показали, что изгиб этого участка стебля происходит по направлению оси 0—0 указанного сечения, по линии наименьшей жесткости, причем форма сечения стебля позволяет его демпфирование путем перемещения и направления, указанном стрелками.

Особого внимания заслуживает строение узлов по высоте стебля на уровне наибольшего утолщения листового влагалища. Как известно, нижние узлы стебля обеих культур не охвачены листовым влагалищем, играющим большую роль при затухании поперечных колебаний стебля под напором ветра [4]. Здесь под эпидермой листового влагалища в мелкоклеточной паренхиме (характерной для всех узлов, кроме верхнего) расположены в шахматном порядке круглые участки колленхимы и мощные подковообразные участки механической ткани пучка. Под эпидермой стебля у самых верхних и нижних 2—3 узлов расположены 2—3 ряда склеренхимных клеток, наличие которых можно объяснить филогенетической реакцией растения на воздействие ветра, вызывающей закономерный изгиб в этих участках стебля. Лигнифицированная эпидерма и слои склеренхимных клеток образуют единое «механическое» кольцо, изолированное мелкоклеточной паренхимой от относительно крупных пучков, расположенных в основной паренхиме. Первые 2—3 ряда пучков, связанные между собой и тангентальном и радиальном направлениях склеренхимной связкой, также образуют гофрированное «механическое» кольцо.

Следует отметить, что у исследуемых культур межпучковая склеренхимная связка с высотой стебля постепенно исчезает.

Строение стебля на уровне узла и отдельных междоузлий различается наличием мелкоклеточной паренхимы. Вероятно, при изгибных колебаниях стебля паренхиматический слой играет демпфирующую роль между «механическими» кольцами, образованными утолщенной эпидермой и склеренхимой, с одной стороны, и пучками, расположенными в склерифицированной паренхиме—с другой [4].

Представляет интерес форма пучка на самых нижних узлах сорго, близкая к астронде и обеспечивающая тем самым большую площадь сцепления склеренхимной «обложки» пучка со склерифицированной тканью. В целом же пучки в узлах, как и в междоузлиях, имеют эллип-

тическую, вытянутую к центру форму, которая к середине сечения переходит в круг.

Исходя из морфологических и анатомических особенностей узлов по длине стеблей, можно констатировать уменьшение деформативности узлов от комля к вершине.

Заслуживает внимания характер распределения различных тканей по поперечному сечению как узла, так и междоузлий стебля. Так, из поперечного среза верхнего узла, имеющего в большинстве случаев форму пятиконечной звезды, видно, что под эпидермой расположены пучки с развитой склеренхимой, чередующиеся в шахматном порядке с участками паренхиматической ткани. Склеренхимная «обложка» больших пучков имеет резко выраженную направленность к периферии, а малых — к центру сечения. Такое распределение пучков приводит к рациональной концентрации склеренхимы по сечению узла.

Надо полагать, что соотношение площади под механической тканью к площади сечения стебля, названное нами коэффициентом «армирования» [2], закономерность уменьшения количества механической ткани от периферии сечения стебля к его середине, распределение несущих тканей в шахматном порядке и другие показатели являются оптимальными и сформировались в течение длительной эволюции для предохранения растений от воздействия механических нагрузок внешней среды.

Выявленные анатомо-морфологические особенности стеблей кукурузы и сорго могут иметь свое «механическое воплощение» в инженерных конструкциях, в частности, в строительстве. Так, использование отмеченных принципов строения стеблей изучаемых культур при проектировании и строительстве колонн, башен, ядер жесткостветных высотных сооружений с изменяющейся жесткостью по высоте может повысить сейсмостойкость этих сооружений, увеличить их сопротивляемость продольно-поперечному изгибу.

По-видимому, можно считать перспективным конструирование высотных сооружений с диафрагмами жесткости, распределенными неравномерно по его высоте и имеющими различные характеристики.

Сказанное в значительной степени подтверждается экспериментами на моделях, имитирующих биосистемы.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Александрян В. В., Саркисян Г. М. Мат-лы IX объед. научн. конф. заквказск. с.-х. вузов, Ереван, 1972.
2. Александрян В. В., Саркисян Г. М. Пути повышения урожайности полевых культур в Армянской ССР. Ереван, 1974.
3. Раздорский В. Ф. Архитектоника растений. М., 1955.
4. Саркисян Г. М. и др. Ж. Промышленность, строительство и архитектура Армении, 9, 1988.
5. Саркисян Г. М., Артемян Р. И. Механические свойства тканей травянистых растений. Ереван, 1989.

Поступило 10.11 1990 г.

## О ДИНАМИКЕ НАКОПЛЕНИЯ ДУБИЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ И КАТЕХИНОВ В КАЛАНХОЭ ПЕРИСТОМ В УСЛОВИЯХ ГИДРОПОНИКИ

М. Д. ДАДАЯНОВА, М. А. БАБАХАНИ

Институт агрохимических проблем и гидропоники АН АрмССР, Ереван

Установлено два пика максимального накопления физиологически активных соединений в сырье каланхоэ перистого. Они локализируются больше в зеленой части верхнего яруса растений. Оптимальным сроком уборки сырья является конец сентября. В это время обеспечивается максимальное накопление биомассы—15 кг/м<sup>2</sup> и высокие содержание катехинов и дубильных веществ в соке сырья—130 мг%

Փետրվոր կալանխոեի ֆիզիոլոգիական ակտիվ միացությունները, նիվահանում, տեղաբաշխվում են վերին շարկաշարքի կանաչ մասում Վեգետացիայի ընթացքում դիտվում է երանց երկու առավելագույն կուտակում: Բերքահավաքի լավագույն ժամկետը նանցիսանում է սեպտեմբերի վերջը. երբ միատամանակ ապահովվում է բարձր բերք (15 կգ/մ<sup>2</sup>). և կատեխինների ու զարազալեյուրների բարձր (130 մգ/տոկոս) պարունակություն:

During the vegetational period two peaks of physiologically active combinations accumulation in *Calanchoe pinnata* are observed. They are more localized in the green part of higher layer of plants.

The optimal date of harvest is the end of September. At this time the maximal accumulation of biomass (15 kg/m<sup>2</sup>) and the high contents of catechins and tanning matter in the raw stuff sap (130 mg/%) are observed.

*Гидропоника каланхоэ перистого—дубильные вещества и катехины.*

Сроки уборки сырья лекарственных растений устанавливаются при оптимальном сочетании двух показателей: накопление сырьевой массы и содержание в ней биологически активных веществ [9].

В сырье (зеленая масса) каланхоэ перистого биологически активными являются дубильные вещества и катехины, накопление которых зависит от таких факторов среды, как температура и относительная влажность воздуха, степень освещенности. Установлено, что сильная освещенность способствует накоплению дубильных веществ в листьях чая (*Thea schinensis* L.) [3, 4] и в бруснике (*Vaccinium vitis idae* L.) [7]. В ялчатке прямостоящей (*Potentilla erecta*) и кровохлебка лекарственной (*Sanguisorba officinalis*) интенсивное накопление их происходит в хорошо увлажненных местообитаниях [10, 12]. Весьма интересно то обстоятельство, что содержание дубильных веществ и катехинов в разные периоды развития весьма различно. Так, например, по данным Дурмидзе [5], в косточках виноградной ягоды в июле оно составляет 70%, а в сентябре всего лишь 20%. В листьях багульника (*Ledum palustre* L.) этот показатель за вегетационный период изменяется в 1,5 раза, имея два максимума—в начале и в самом конце вегетационного периода, в последних числах октября [8].

В литературе отсутствуют данные о количественном изменении дубильных веществ и катехинов в течение периода вегетации в растениях каланхоэ. В настоящей работе представлены результаты определения содержания дубильных веществ и катехинов в вегетационный период, а также их локализация в органах растения.

*Материал и методика.* Опыты проводили в 1985—1987 гг. в условиях открытой гидропонической станции на делянках площадью 5 м<sup>2</sup>. Наполнителем служила смесь печного гравия с вулканическим шлаком в соотношении 3:1 по объему. Растения подпитывали раствором из комплексного удобрения «растворин» с добавлением микроэлементов по Давтяну. Частота подачи раствора изменялась в зависимости от вегетационного периода, погодных условий и фазы развития растений. Питательный раствор по принятой нами схеме систематически обновляется водой и маточным раствором [1].

Ежемесячно исследовали динамику накопления биомассы и содержания дубильных веществ и катехинов.

Количественное определение содержания дубильных веществ и катехинов в свежем соке каланхоэ перистого проводили титрованием I и раствором перманганата калия в присутствии индиго-сульфокислоты [6].

*Результаты и обсуждение.* Исследования показали, что прирост зеленой массы происходит в течение всего периода вегетации и наиболее активно в конце июля—августе, когда сумма среднесуточных температур наиболее высокая (рис. 1). Максимальное накопление

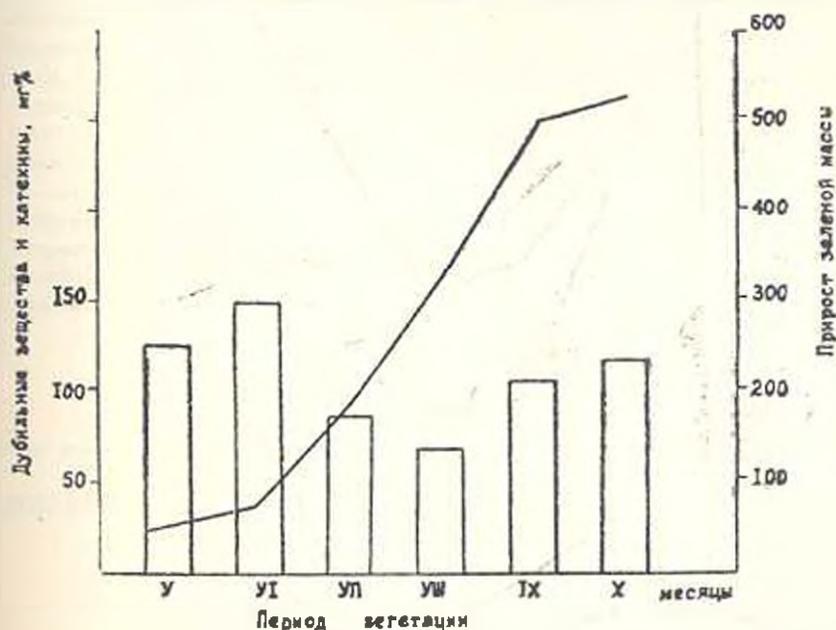


Рис. 1. Динамика накопления зеленой массы (г) и содержания дубильных веществ и катехинов (мг%) в соке каланхоэ перистого.

фитомассы в условиях Араратской равнины отмечено в конце сентября. Установлено также, что содержание дубильных веществ и катехинов в течение вегетации изменяется, имея два максимума: в конце июня (150 мг%) и в октябре (130 мг%); в июле и в августе содержание этих веществ снижается до 80 мг%.

Снижение содержания дубильных веществ и катехинов в растении в период его интенсивного роста связано, по-видимому, и с интенсивностью ростовых процессов.

Таким образом; в конце сентября максимум накопления зеленой массы совпадает с высоким содержанием суммы дубильных веществ и катехинов в зеленой массе.

Установление локализации биологически активных веществ в растении имеет практическое значение и необходимо для разработки рациональных способов заготовки сырья. Органы и части растений проявляют избирательность в отношении накопления вещества. В литературе имеются данные о более интенсивном накоплении ряда биологически активных веществ в листьях верхних ярусов многих видов растений, что свидетельствует об энергичном биосинтезе их молодыми листьями [1, 11].

Для установления локализации дубильных веществ и катехинов в растении каланхоэ перистого мы определяли их содержание в листьях, стебле и в зеленой массе, собранной из верхнего и нижнего ярусов. Результаты анализов показывают (рис. 2), что в течение вегетации

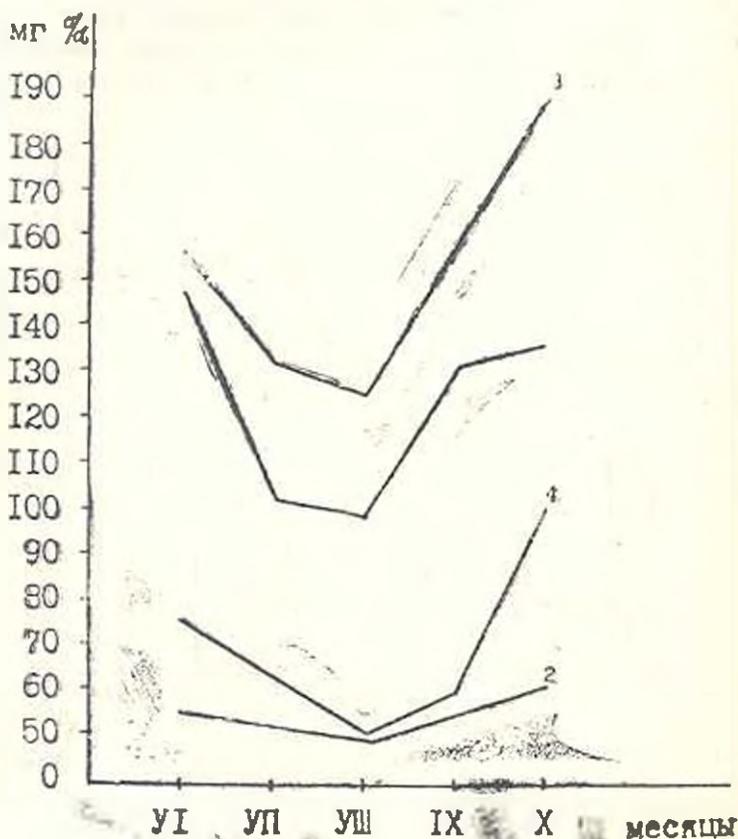


Рис. 2. Содержание дубильных веществ и катехинов (мг%): 1—в листьях; 2—стеблях; 3—верхних; 4—нижних частях облиственного стебля.

содержание этих веществ в листьях всегда выше (по двум пикам 149—137 мг/%), чем в стебле (55—62 мг/%).

Данные анализа также показали, что содержание дубильных веществ и катехинов выше в зеленой части верхнего яруса стебля, т. е. в более молодой по появлению, но физиологически более старой части растения. Если сравнить по двум пикам, то верхний ярус содержит на 108 и 80% больше активных веществ, чем нижний (табл. 2).

Таким образом, установлена количественная изменчивость содержания дубильных веществ и катехинов в соке каланхоэ перистого в зависимости от времени года и внешних факторов. За вегетационный период отмечено два пика максимального накопления этих веществ — в конце июня и сентябре. Дубильными веществами и катехинами особенно богаты листья и зеленая часть верхнего яруса стебля. Сочетание максимального накопления зеленой массы и повышенного содержания дубильных веществ и катехинов наблюдается осенью, в связи с чем оптимальным сроком уборки сырья каланхоэ перистого, обеспечивающим высокое содержание биологически активных соединений катехинов и дубильных веществ (130 мг/%) и максимум накопления биомассы (15 кг с 1 м<sup>2</sup>) в условиях Араратской равнины является конец сентября.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Акопян Г. О. Изв. АН АрмССР, 12, 8, 73, 1959.
2. Бабаханян М. А., Калачян Л. М. Агрохимия, 5, 72, 1987.
3. Баканидзе М. Ш. Субтропические культуры, 1, 104, 1961.
4. Гозин А. А. Растительные ресурсы, 18, 3, 426, 1982.
5. Дуряндзе С. В. Биохимия, 15, 1, 58, 1956.
6. Государственная фармакопея СССР—X. М., 1078, 1968.
7. Крылова И. Л., Третьяков Л. И. Растительные ресурсы, 14, 2, 184, 1978.
8. Крылова И. Л., Прокошева Л. И. Растительные ресурсы, 15, 4, 575, 1979.
9. Майсурадзе Л. П. Лекарственное растениеводство, 3, 2, 1987.
10. Мельчакова Т. А., Харитоновна Н. П. Тр. Пермского фарм. ин-та, 99, Пермь, 1975.
11. Рахимова А. Х. Автореф. канд. дисс., Баку, 1956.
12. Харитоновна Н. П. Автореф. канд. дисс., Л., 1964.

Поступила 19 11 1990 г.

Биолог. журн. Армении, № 7 (43), 1990

УДК 282.285

### МАТЕРИАЛЫ К МИКОБИОТЕ ШИРАКА (АРМЯНСКАЯ ССР). РЖАВЧИННЫЕ ГРИБЫ (ОТР. *UREDINALES*)

С. А. СИМОНЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

*Микофлора Армении — грибы ржавчинные — отр. Uredinales.*

Приведены сведения о ржавчинных грибах Ширака, большая часть территории которого оказалась в зоне землетрясения 1988 года. Список включает 38 видов, среди них 2 новых для Армении (*Puccinia heraclei* Stev. и *P. rubigo-vera* Wint.) 1 род и 16 видов новых для Ширака, для остальных приводятся новые растения-хозяева и местонахождения.

Տրված է Շիրակում հայտնաբերված մակարոցիո ժանգամների 38 տեսակների ցուցակ, որոնց թվում 2 տեսակ նոր են Հայաստանի համար *Puccinia heraclei* Grev. և *P. rubigo-vera* Wint. 1 ընդ և 16 տեսակ՝ Շիրակի համար թվարկված են նաև բազմաթիվ նոր տեր-բույսեր և դրանց գտնվելու վայրերը:

Some data about rust fungi of Shirak are adduced. The greatest part of its territory is in the zone of the 1988 earthquake. The list includes 38 species, two of them are new for Armenia (*Puccinia heraclei* Grev. and *P. rubigo-vera* Wint.), a genus and 16 species are new for Shirak, for all the others new host-plants and locations are given.

Настоящее сообщение является продолжением обобщения сведений об отдельных систематических группах микоботаны Ширака [4], оказавшегося в зоне разрушительного землетрясения 1988 года, для сравнения с будущими неизбежными изменениями в ее составе, вызванными природными и антропогенными факторами.

Имеющиеся сведения о ржавчинных грибах Ширака [1—3,5] свидетельствуют о нахождении в этом регионе 57 видов из 7 родов. Материал по этой группе грибов был собран в основном Д. Н. Бабаян в окр. г. Ленинакана и в Амасийском районе (с. Шурабад), В. Акуняном из окр. с. Паник Артикского района, Батикян, Мартиросян, Гарегинян (Ленинакан, Артик) [1], отчасти также С. А. Симонян (Ленинакан, Гукасян). Экспедиции Института ботаники АН АрмССР в 1975, 1980—88 гг. в Талинский, Спитакский, Ахурянский, Амасийский и Гукасянский районы позволили дополнить список ржавчинников Ширака еще 38 видами, среди которых 2 вида, новых для Армении (*Puccinia heraclei* Grev. и *P. rubigo-vera* Wint.), 1 род (*Trachyspora*) и 16 видов, новых для Ширака, много новых растений-хозяев и ранее неизвестных местонахождений.

В приводимом списке использованы следующие условные обозначения новинок для Ширака: \*—новое питающее растение; \*\*—новое местонахождение; \*\*\*—новый вид; \*\*\*\*—новый род; \*\*\*\*\*—новый вид для Армении. Коллектор указан в списке, если это не автор статьи. Гербарий приводимых видов хранится в Институте ботаники АН АрмССР (EREM).

### Сем. MELAMPSORACEAE

\*\* *Coleosporium campanulae* (Pers.) Lév. на — *Campanula tracheloides* L. — Гукасянский р-н, между с.с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная стена, 15.VIII.1934 г.; Амасийский р-н, между с.с. Амасия и Тапакей, горный луг, 13.VIII.84 г., совместно с *Ramularia macrospora* Fr.

\*, \*\* *Melampsora euphorbiae* (Schub.) Cast. — на *Euphorbia virgata* Waldst. et Kit. — Гукасян, 18.VIII.1953; на *Euphorbia iberica* Boiss. — Талинский р-н, окр. с. Мастара, 15.VII.1984 г.; Ахурянский р-н, с. Джаджур, 24.VIII.1984 г. (Г. Гукасян); Гукасянский р-н, между с.с. Салут и Какавасар, склоны вдоль шоссе, горная стена, 15.VIII.1984 г.

Сем. PUCCINIACEAE

- \*\* *Phragmidium mucronatum* (Pers.) Schlecht. — на *Rosa* sp. — Гукасянский р-н, между с. с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.
- \*\*\*\* *Trachyspora alchimillae* (Pers.) Fckl. — на *Alchemilla* sp. — Амасийский р-н, между с. с. Амасия и Танакей, горный луг, 13. VIII. 1984.
- \* *Uromyces fabae* (Pers.) dBy на *Lathyrus cyaneus* (Stev.) C. Koch — Амасийский р-н, оз. Арпа, субальпийский луг, 14. VIII. 1984 г.
- \*\*\* *Uromyces fallens* (Desm.) Kærn. et Barth. — на *Trifolium hybridum* L. — Гукасянский р-н, между с. с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.
- \*, \*\* *Uromyces minor* Schroet. — на *Trifolium pratense* L. — Амасийский р-н, оз. Арпа, субальпийский луг, 14. VIII. 1984.; на *T. trichoscephalum* Vieb. — Гукасянский р-н, между с. с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.
- \*\*\* *Uromyces pisi* (Pers.) dBy — на *Euphorbia iberica* Boiss. — Ахурянский р-н, Джаджурский перевал, 1900 м над ур. м., 26. VII. 1984 г. (Е. Ерамян); Анийский р-н, окр. с. Сарнахпюр, 1900—2000 м. над ур. моря, 10. V. 1986 г.
- \*\* *Uromyces polygoni* (Pers.) Fckl. — на *Polygonum alpestre* C. A. Mey. — Гукасянский р-н, между с. с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г. (Г. Гукасян); на *P. aviculare* L. — Спитакский р-н, между с. с. Маралик и Ланджик, 1900 м. над ур. моря, 26. VII. 1984 г.
- \*, \*\* *Uromyces punctatus* Schroet. — на *Astragalus lagurus* Willd. — Талинский р-н, окр. с. Мастара, 15. VIII. 1984 г.
- \*\*\* *Uromyces rumicis* (Schum.) Wintl. — на *Rumex acetoselloides* Bal. — Гукасянский р-н, между с. с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.
- \* *Uromyces verruculosus* Schroet. — на *Stilene arguta* Fenzl. — Талинский р-н, окр. с. Мастара, 15. VIII. 1984 г.
- \* *Uromyces viciae-craccae* Coust. на *Vicia cracca* L. — Гукасянский р-н, между с. с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.
- \*, \*\* *Puccinia absinthii* DC. — на *Artemisia chamaemelifolia* Vill. — Амасийский р-н, оз. Арпа, субальпийский луг, 14. VIII. 1984 г.
- \*\* *Puccinia agropyrina* Eriks. на *Elytrigia repens* (L.) Nevski (= *Agropyron repens* (L.) Beauv.) — Ахурянский р-н, с. Ени-Ел, сухие склоны вдоль шоссе на Гукасян, 14. VIII. 1984 г.; Маралик—Леннакан, у обочины шоссе, 13. VIII. 1984 г.
- \*, \*\* *Puccinia carduorum* Jacky — на *Carduus crispus* L. — Гукасянский р-н, между с. с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.; Амасийский р-н, окр. с. Ени-Ел, сухие склоны вдоль шоссе на Гукасян, 14. VIII. 1984 г.; на *C. nutans* L. — Ахурянский р-н, между с. с. Маралик и Ланджик, у обочины дороги, 1900 м. над ур. моря, 26. VII. 1984 г.

\*\*\* *Puccinia celakovskyana* Вуд.— на *Galium verum* L.— Спитакский перевал, северо-восточный склон, 23. VII. 1980 г.

\*, \*\* *Puccinia centaureae* DC.— на *Centaurea rhizantha* C. A. Mey.— Спитакский перевал, северо-восточный склон, 23. VII. 1980 г.

\*\*\* *Puccinia chaerophylli* Rart.— на *Anthriscus nemorosa* (Vieb.) Spreng.— Гукасянский р-н, между с.с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.

\*\*\* *Puccinia cirsii* Lasch.— на *Cirsium ciliatum* (Murr.) Moench.— Ахурянский р-н, между с.с. Маралик и Ланджик, вдоль дороги, 1900 м над ур. м., 26. VII. 1984 г.; на *C. kosmelii* (Adam) Fisch. et Hohen.— Амасийский р-н, между с.с. Амасия и Тапакёй, горный луг, 13. VIII. 1984 г.; оз. Арпа, субальпийский луг, 14. VIII. 1984 г.; на *Cirsium lappacearum* (Vieb.) Fisch.— Амасийский р-н, окр. с. Ени-Ел, сухие склоны вдоль шоссе на Гукасян, 14. VIII. 1984 г.

\*\*\* *Puccinia cnicii* Mart.— на *Cirsium ciliatum* (Murr.) Moench.— Ахурянский р-н, Маралик-Ленинакан, у обочины шоссе, 13. VIII. 1984 г.

\*\*\* *Puccinia echinopis* DC.— на *Echinops pungens* Trautv.— Ахурянский р-н, Джаджурский перевал, правый борт ущелья, 1920 м над ур. м., 26. VII. 1984 г.

\*\*\* *Puccinia gentianae* (Strauss) Link на *Gentiana gelida* L.— Гукасянский р-н, с. Зуйгахюр, заболоченный луг, 9. IX. 1975 г. (А. М. Барсегян).

\*\*\*\*\* *Puccinia heraclei* Grev.— на *Heracleum* sp.— Ахурянский р-н, Ширакский хребет, сырое ущелье над Джаджурским перевалом, 2100 м над ур. м., 23. VII. 1980 г.

\*\*\* *Puccinia hieracii* (Schum.) Mart.— на *Hieracium cymosum* L. и *H. umbellatum* L.— Амасийский р-н, оз. Арпа, субальпийский луг, 14. VIII. 1984 г.; Гукасянский р-н, между с.с. Салут и Какавасар, горная степь, 15. VIII. 1984 г.

\*\*\* *Puccinia menthae* Pers.— на *Mentha longifolia* (L.) Huds.— Гукасянский р-н, с. Сарагюх, 10. IX. 1975 г. (А. М. Барсегян).

\*\* *Puccinia nigrescens* Kirch.— на *Salvia verticillata* L.— Ахурянский р-н, Маралик-Ланджик, вдоль дороги, 1900 м., 26. VII. 1984 г.

\*\*\* *Puccinia picridis* Hanzl.— на *Picris hieracioides* L.— Гукасянский р-н, между с.с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.; Спитакский перевал, северо-восточный склон, 23. VII. 1980 г.

\*, \*\* *Puccinia pimpinellae* (Strauss.) Mart.— на *Pimpinella saxifraga* L.— Ахурянский р-н, Ширакский хребет, остепненные травянистые склоны над Джаджурским перевалом, 2000—2300 м над ур. м., 23. VII. 1980 г.

\*\*\* *Puccinia polygoni-alpini* Cruchet et Mayor—L. на *Polygonum alpinum* All.— Амасийский р-н, между с.с. Амасия и Тапакёй, горный луг, 23. VIII. 1984 г.; оз. Арпа, субальпийский луг, 14. VIII. 1984 г.; Ахурянский р-н, с. Джаджур, 24. VIII. 1988 г. (Г. Гукасян).

\*\* *Puccinia punctata* Link.— на *Galium verum* L.— Амасийский р-н, оз. Арпа, субальпийский луг, 14. VIII. 1984 г.; на *Galium* sp.— Гу-

касянский р-н, между с.с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.

\*\*\*\* *Puccinia rubigo-vera* Wint.—на *Lolium rigidum* Gaud.— Гукасянский р-н, между с.с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь. 15. VIII. 1984 г. (Г. Гукасян).

\*\*\* *Puccinia schirajewskii* Tranz.—на *Serratula radiata* (Waldst. et Kit.) Bleb. ssp. *biebersteiniana* Hjn ex Gressh.— Ахурянский р-н, Ширакский хребет, остепененные травянистые склоны над Джаджурским перевалом, 2000—23000 м над ур. м., 23. VII. 1980 г.; Спитакский перевал, северо-восточный склон, 23. VIII. 1980 г.; Амасийский р-н, оз. Арна, субальпийский луг, 14. VIII. 1984 г.; Гукасянский р-н между с.с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.

\* *Puccinia striiformis* West.—на *Bromus scoparius* L.— Амасийский р-н, окр. с. Ени-Ел, сухие склоны вдоль шоссе на Гукасян, 14. VIII. 1984 г.

\*\*\* *Puccinia tanacetii* DC.—на *Tanacetum balsamitoides* (Nabel) Chandjian—Амасийский р-н, между с.с. Амасия и Тапакёй, 13. VIII. 1984 г.

\*\*\* *Puccinia taraxaci* (Reb.) Plovг.—на *Taraxacum officinale* Wigg.— Спитакский перевал, 23. VII. 1980 г.; на *T. stevenii* DC.—Ахурянский р-н, с. Капе, южн. склон г. Србисар, заболоченный уч-к. 18. V. 1986 г. (В. Манакян); Гукасянский р-н, между с.с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.

\*\*\* *Puccinia triseti* Ertks.—на *Trisetum flavescens* (L.) Beauv.— Амасийский р-н, между с.с. Амасия и Тапакёй, горный луг, 13. VIII. 1984 г. (Г. Гукасян); Гукасянский р-н, между с.с. Салут и Какавасар, склоны вдоль дороги, горная степь, 15. VIII. 1984 г.

\*\*\* *Aecidium euphorbiae-gerardianae* E. Fischer — на *Euphorbia iberica* Boiss.— Спитакский перевал, северо-восточный склон, 23. VII. 1980.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Батикян С. Г., Мартиросян И. А., Гарегинян Дж. А. Молодой научный сотрудник ЕГУ, Естеств. науки, 2(30), 101—106, 1979.
2. Симомян С. А., Тетеревникова-Бабаян Д. Н. Биолог. ж. Армении, 30, 2, 80—83, 1977.
3. Симомян С. А. Уч. зап. ЕГУ, 1, 156—157, 1978.
4. Симомян С. А. Биолог. ж. Армении, 43, 2, 130—140, 1990.
5. Тетеревникова-Бабаян Д. Н. Микофлора Армении, 4. Ереван, 1977.

Поступило 29.VI 1989 г.

## НОВЫЕ ДЛЯ АРМЕНИИ ТАКСОНЫ ГРИБОВ

М. Г. ТАСЛАХЧЬЯН, С. Г. НАНАГЮЛЯН

Ереванский государственный университет, кафедра ботаники

Приводятся латинские и русские названия, диагнозы, экологические группы и местонахождения 5 родов, 30 видов грибов, ранее не отмечавшихся на территории Армении.

Բերվում են մինչ այդ Հայաստանի տարածքի համար անհայտ անկերի 5 ջնդրի 30 տեսակների լատինական և ռուսական անվանումները, դիագնոզները, էկոլոգիական խմբերը և գտնվելու վայրերը:

A description concerning 5 genera of 30 species of fungi are proposed for the microflora of Armenia not described earlier.

Исследования состава грибов Армянской ССР позволили выявить ряд таксонов, ранее не отмечавшихся на территории республики.

Обнаруженные виды весьма разнообразны как по таксономическому составу, так и по биоэкологическим группам. Всего обнаружено 30 видов, относящихся к 24 родам, 18 семействам, 10 порядкам, 7 классам, 5 отделам (табл. I). Среди них впервые отмечаются роды *Stemonitis*, *Perichaena*, *Pilobolus*, *Rhodotus* и *Bactridium*.

Наиболее богато представлена группа копротрофов—12 видов, затем ксилотрофов—10 видов. 3 вида являются микоризообразователями. Подстилочных и гумусовых сапротрофов обнаружено по 2 представителя, один—филотроф.

Некоторые виды копротрофов выделены в лабораторных условиях и процессе инкубирования образцов помета травоядных животных во влажной камере, о чем отмечается в диагнозах соответствующих видов.

Ниже приводятся латинские и русские названия, первоисточники, основные литературные ссылки, краткие диагнозы, экологические группы, местонахождения и даты сборов в Армянской ССР.

За основу распределения приведенных грибов по таксономическим группам принята система Айнсуорта и Бисби [14]. Описываемые грибы приводятся в алфавитном порядке родовых и видовых наименований.

1. *Agaricus brunneolus* (J. Lge) Pil., Acta Mus. Nat. Prag., VII 13, 1, 1951:23; [1]: 185—Шампиньон коричневый.

Шляпка мясистая, выпукло-распростертая, иногда с притупленным бугорком, шелковистая, вся покрыта мелкими волокнами и волокнистыми пурпурно-коричневыми чешуйками на светлом фоне, в центре темно-коричневая, с тонким подвернутым волокнистым краем с остатками покрывала, 5—7 см в диам. Пластинки свободные, серовато-шоколадные. Мякоть белая, при автооксидации слегка желтеющая. Ножка

Таблица 1. Классификационная схема описываемых грибов

Отдел/класс	Порядок	Семейство	Род
<i>Muchomycotina</i>			
<i>Muchomycetes</i>	<i>Stemonitales</i> <i>Trichiales</i>	<i>Stemonitaceae</i> <i>Trichtaceae</i>	<i>Stemonitis</i> <i>Perichaena</i>
<i>Zygomycotina</i>			
<i>Zygomycetes</i>	<i>Mucorales</i>	<i>Pilobolaceae</i>	<i>Pilobolus</i>
<i>Ascomycotina</i>			
<i>Pyrenomycetes</i>	<i>Hypocreales</i> <i>Sphaeriales</i> <i>Sordariales</i>	<i>Hypocreaceae</i> <i>Xylariaceae</i> <i>Sordariaceae</i>	<i>Noctria</i> <i>Xylaria</i> <i>Podospora</i> <i>Sordaria</i>
<i>Discomycetes</i>	<i>Pezizales</i>	<i>Ascobolaceae</i> <i>Humariaceae</i>	<i>Ascophanus</i> <i>Succobolus</i> <i>Lachnea</i>
<i>Loculoascomycetes</i>	<i>Dothideales</i>	<i>Dothideaceae</i> <i>Melanommataceae</i> <i>Phaeotrichaceae</i>	<i>Mycosphaerella</i> <i>Strickeria</i> <i>Sporormia</i>
<i>Basidiomycotina</i>			
<i>Hymenomycetes</i>	<i>Agaricales</i>	<i>Agaricaceae</i> <i>Bolbitaceae</i> <i>Coprinaceae</i> <i>Cortinariaceae</i> <i>Hygrophoraceae</i> <i>Tricholomataceae</i>	<i>Agaricus</i> <i>Conocybe</i> <i>Coprinus</i> <i>Cortinarius</i> <i>Hebeloma</i> <i>Hygrophorus</i> <i>Lecista</i> <i>Lycophyllum</i> <i>Phyllotopsis</i> <i>Rhodotus</i>
<i>Deuteromycotina</i>			
<i>Hyphomycetes</i>	<i>Stilbellales</i>	<i>Stilbellaceae</i>	<i>Boetridium</i>

беловатая, волокнистая, голая, кольцо белое, покрыто хлопьевидным налетом, отстающее, позже синсающее. Споры светло-коричневые, яйцевидные, с 1—2 каплями масла, с латеральным апикулюсом, 4,5—5х3,5мкм. Гумусовый сапротроф.

На почве—пастбище в окр. г. Спитак, Гегасар, северный склон, 1800м над ур. м., 14. X. 1989.

2. *Ascophanus granuliformis* (Crouan) Boud., *Ascob.* 1969:55 [16]:118.—Аскофан гранулированный.

Апотеции вначале светло-охристые, позднее коричневые, шаровидные, гранулированные, одиночные или группами, 0,2—0,5мм в диаметре. Сумки узко-булавовидные, 90—120х25мкм. Споры эллипсоидальные, 8—12х7—8мкм. Парафизы многочисленные, длинные, слабо-разветвленные, септированные. Копритроф.

На конском навозе—Айкаван, 29. V. 1989; Аштаракский р-н, с. Сагмосаван, 5. VI. 1989. После инкубирования во влажной камере.

3. *A. microsporus* (Berk. et Br.) Phill., *Brit. Disc.*, 1887:307; [15]:64.—Аскофан мелкоспоровый.

Апотеции группами, реже одиночные, вначале беловатые, позже желто-коричневатые, вначале приплюснутые, затем выпуклые, мясистые, 250мкм в диаметре. Сумки булавовидные, 45—50х14мкм. Споры

двурядные, эллипсоидальные. 7—8×3—4 мкм. Парафизы внизу разветвленные, на верхушке расширенные, до 6 мкм, буроватые. Копротроф.

На экскрементах овец—Анкаван, 29. V. 1989. После инкубирования во влажной камере.

4. *Bactridium flavum* Kze, in Sacc., Syll., 4, 1886: 691; [4]: 252.—Бактридий желтый.

Спороложа золотисто-желтые, выпуклые, 1—1,5 мм в диаметре. Конидиеносцы простые, септированные, 150—180×8—10 мкм. Конидии желтовато-коричневые, с 5—6 перегородками, на концах слегка заостренные, очень крупные, 150—180×30—50 мкм. Ксилотроф.

На гниющей древесине—Парзлич, 23. X. 1989.

5. *Conocybe rickeniana* Sing., in Moser, Kl. Krypt., Fl., 1978: 280 [6]: 137.—Колпачок Риккена.

Шляпка желтовато-коричневая, гигрофанная, конически-колокольчатая, с рубчатым краем, 1—2,5 см в диаметре. Мякоть тонкая. Пластинки желто-бурые, частые. Ножка грязно-белая, желтовато-коричневая, с мучнистым налетом, цилиндрическая. Споры ржавые, эллипсоидальные, 7—10×4—5 мкм. Ксилотроф. Несъедобен.

На гнилой валежной древесине лиственных пород, среди мхов—Парзлич, 23. X. 1989.

6. *Coprinus ephemerus* (Fr.) Fr., Epicr., 1838: 252; [12]: 72.—Навозник эфемерный, навозник однодневный.

Шляпка 0,5—2 см в диаметре, ширококишечная, полураспростертая, с небольшим бугорком, с приподнятым надтреснутым краем, радиально-рубчатая, серовато-буроватая. Пластинки свободные, узкие, средней частоты, грязно-серые, чернеющие, мякоть тонкая, перепончатая, беловатая, расплывающаяся после созревания. Ножка 3—7×0,1—0,2 см, цилиндрическая, ломкая, беловатая. Споры продолговато-яйцевидные, гладкие, черно-бурые, 11—14×5—7 мкм. Копротроф.

На коровьем и конском навозе—Шамшадзи, 30. V. 1989; Кировакан, 21. V. 1989; Анкаван, 19. V. 1989; окр. г. Спитак, 14. V. 1989. После инкубирования во влажной камере.

7. *Cortinarius rufolivaceus* (Fr.) Fr., Epicr., 1838: 268; [5]: 86.—Паутичник рыже-оливковый.

Шляпка коричневато-пурпурная, с фиолетовым оттенком, вначале выпуклая, затем плоская, с завернутым внутрь краем, плотномясистая, слизистая, 7—10 см в диаметре. Пластинки приросшие зубчиком, вначале желто-зеленоватые, позже ржаво-коричневые. Ножка ярко-фиолетовая, в основании с резко отграниченным вишне-красным клубеньком до 3,5 см в диаметре, 5—11×1,2—1,8 см. Мякоть фиолетовая, в середине шляпки бледно-желтая, без особого запаха и вкуса. Споры коричневые, лимоновидные, грубобородавчатые, 12—13×7 мкм. Микоризообразователь.

На почве в лиственных лесах—Парзлич, 23. X. 1989.

8. *Hebeloma sinapizans* (Fr.) Gill., Epicr., 1838: 180; [6]: 162.—Гebelома редечная.

Шляпка грязно-бурая, край цвета кожи, выпуклая, подушковидная, с волнистым краем, клейкая, 6—10 см в диаметре. Мякоть горькая, с сильным редечным запахом. Пластинки буроватые, широкие прикрепленные зубцом. Ножка грязно-белая, вверху отрубистая, внизу клубневидно-утолщенная, 4—10×1—2 см. Споры желтовато-бурые, шероховатые, эллипсоидальные, 9—12×6—7 мкм. Несъедобен. Микоризообразователь.

На почве в смешанных лесах—Кировоакан, 11. X, 1989.

9. *Hygrophorus hypothejus* (Fr.) Fr., *Epicr.*, 1838:324; [6]:41.—Гигрофор поздний.

Шляпка оливковая, оливково-бурая, затем распростертая, 2—6 см в диаметре. Мякоть желтовато-белая. Пластинки желтоватые, редкие, нисходящие. Ножка беловато-желтая, у пластинок интенсивнее окрашена, слизистая, у молодых со слизистым, быстро исчезающим кольцом, сплошная, 5—7×0,5—1 см. Споры бесцветные, эллипсоидальные, с каплями масла, 8—10×4 мкм. Съедобен. Микоризообразователь.

На почве в смешанных лесах—Кировоакан, 7. XI, 1989.

10. *Lachnea scheremetieffii* P. H. H., *Pedicular.*, 43, 1903:117; [7]:155.—Лакнея Шереметьева.

Апотеции блюдцевидные, мясистые, группами, с сероватым гименальным слоем, снаружи коричневые, покрыты коричневыми волосками, по краю диска со щетинками до 1 мм дл., 1—1,5 см в диаметре. Сумки цилиндрические, 250—300×15—18 мкм, 8-споровые. Споры эллипсоидальные, вначале гладкие, при созревании бородавчатые, с двумя полярными каплями масла, 18—22×10—12 мкм. Парафизы бесцветные, нитевидные, внизу разветвленные, септированные, на вершукке расширенные. Ксилотроф.

На гниющей древесине среди мхов—Парзнич, 23. X, 1989.

11. *Lepista inversa* (Fr.) Pat., in *Mosier, Kl. Crypt. Fl.*, 1978:113; [2]:105.—Леписта рыже-бурая.

Шляпка красно-бурая, при созревании светлеющая, вдавленно-выпуклая, с подвернутым тонким краем, гладкая 4—8 см в диаметре. Мякоть светло-буроватая, суховатая, упругая, с горьковато-терпким вкусом и кисловатым запахом. Пластинки охряно- или ржаво-бурые, нисходящие, частые. Ножка одноцветная со шляпкой, цилиндрическая, вначале заполненная, позже полая, гладко-волоконистая, 2—4×0,5—1 см. Споры бесцветные, шаровидные, 3—5 мкм. Подетилочный сапротроф. Съедобен.

На подстилке в лиственных лесах—Кировоакан, 23. X, 1989.

12. *Lyophyllum fumosum* (Fr.) Kühn., *Führ. Pilzk.*, 1871: [11]:155.—Лиофил дымчато-серый.

Шляпка темно-серая, серо-коричневая, дымчатая, слабо чешуйчатая, волокнистая, 3—10 см в диам. Мякоть белая, с мучным запахом и вкусом. Пластинки серовато-белые, приросшие или слабоиннебегающие. Ножка сероватая, вверху с белым хлопьевидным налетом, книзу слабоутолщенная, 5—9×1 см. Споры бесцветные, шаровидные, 5—

6 мкм. Растет группами или одиночно. При сушке чернеет. Съедобен. Образует «ведьмины круги». Гумусовый сапротроф.

На почве—Кировакан, смешанный лес, 23. X. 1989.

13. *L. inolens* (Fr.) Kuhn. et Rom., [6]: 67. Syn.: *Terphosybe inolens* (Fr.) Mös., Kl. Krypt. Fl., 1978: 133.—Лиофил оливково-серый.

Шляпка оливково-серая, серо-бурая, с волнисто-извилистым краем, вначале колоколовидно-выпуклая, затем распростертая, с широким бугорком, 2—6 см в диаметре. Мякоть светло-серая. Пластинки слабо приросшие, тонкие, слегка расширенные в середине. Ножка одноцветная со шляпкой, вверху с белым налетом, сплошная ровная, 4—8×0,5—0,7 см. Споры бесцветные, эллипсоидальные, гладкие, 5—8×3—1,5 мкм. С запахом муки. Съедобен. Подстилочный сапротроф.

На почве—Кировакан, смешанный лес, 13. VII. 1989.

14. *Mycosphaerella tiliae* Naum., Tr. бюро по прикл. ботанике 3, 1913: 201, [9]: 260.—Микосферелла липовая.

Пятна двусторонние, темно-бурые, в центре светлеющие до сероватых, рассеянные, округло-угловатые. Псевдотеции шаровидные, одиночные, черные 80—90 мкм в диаметре. Сумки булавовидные, в числе 12—15 в псевдотеции, на верхушке с утолщенной оболочкой, сидячие, слегка согнутые, 45—50×20 мкм. Споры эллипсоидальные, двуклеточные, черные, 80—90 мкм в диаметре. Сумки булавовидные, в числе

На опавших и перезимовавших листьях *Tilia cordata* Mill.—Анкаван, 29. V. 1989.

15. *Nectria flava* Вол., Abhandl. geb. Mycol., 1870: 15; [8]: 72.—Нектрия желтая.

Перитеции очень мелкие, шаровидные, блестящие, кожистые, желтые, с простым устьищем, одиночные или группами. Сумки цилиндрические, 8—споровые. Споры бесцветные, яйцевидные или эллипсоидальные, с одной перегородкой, с двумя каплями масла, 7—10×3—4 мкм. Ксилотроф.

На оголенной опавшей древесине бука—Парзнич, 23. X. 1989.

16. *Perichaena depressa* Lib., Fl. Crypt., Ard., 4, 1837: 378 [10]: 103.—Перихена прижатая.

Плазмодий белый. Спороземестилца красновато-бурые, сероватые или кирпичные, сидячие, теснокученные или разбросанные, блестящие, 0,5—1 мм в диам. Капилляций состоит из сети желтых нитей, местами вздутых и покрытых мелкими щетинками, 1,5—2,5 мкм в диам. Споры золотисто-желтые, мелко-бородавчатые, 8—12 мкм в диам. Копротроф.

На конском навозе—окр. г. Спитак, 5. VI. 1989. После инкубирования во влажной камере.

17. *Phyllotopsis nidulans* (Gilb. et Donk) Sing., Rev. Mycol., 1, 1936; [2]: 94.—Вешенка оранжевая, филлотопсис гнездящийся.

Шляпка охристая, желто-оранжевая, прикрепленная боком, у основания опушенная, с загнутым краем, 2—3 см в диам. Мякоть желтоватая, тонкая. Пластинки оранжево-желтые, частые, веерообразные.

Споровый порошок розовый. Споры бесцветные, аллантоидные, 5—7×3—3,5 мкм. Растет черепитчаторасположенными группами. Съедобен. Ксилотроф.

На ивах лиственных пород—Парэлич, широколиственный лес, 23. X. 1989.

18. *Pilobolus crystallinus* (Tode) Tiegh., Fungi Meckl., Set., 1: 41; [3]: 221. — Пилобол кристаллический.

Спорангиеносцы 4—6 мм дл. и до 200 мкм толщ. Спорангии приплюснутые, черные или темно-коричневые, в верхней части иногда с ситечком, 0,3—0,4×0,1—2 мм. Споры эллипсоидальные, бесцветные или желтоватые, 5—10×3—6 мкм. Копротроф.

На помете травоядных животных—повсеместно в республике. После инкубирования во влажной камере.

19. *Podospora coprophila* (Fr.) Wint., Die Pilze Ascomyc., in Rabenh. Krypt. Fl., 1882: 122; [8]: 101. — Подоспора навозолюбявая.

Перитеции яйцевидные или грушевидные, до 650 мкм выс., со слегка согнутым хоботком, покрыты короткими волосками. Сумки субуловоподобные, 150—190×17—18 мкм, на длинной ножке. Споры эллипсоидальные, почти черные, 15—26×8—10 мкм, с бесцветными придатками на концах. Копротроф.

На конском навозе—окр. г. Спитак, близ разлома, 25. V. 1989. После инкубирования во влажной камере.

20. *P. curvula* (de By.) Wint., Die Pilze Ascomyc., in Rabenh. Krypt. Fl., 2, 1887: 174; [8]: 104. — Подоспора изогнутая.

Перитеции конусовидные, поверхностные, покрыты пучковидными волосками, 750—800×300—400 мкм. Сумки широкоцилиндрические, с утолщенной верхушкой, на длинной ножке, 130×40 мкм. Споры эллипсоидальные, 25—35×14—16 мкм, с придатками на обоих концах. Копротроф.

На коровьем навозе—окр. г. Спитак, у разлома, 15. V. 1989. После инкубирования во влажной камере.

21. *P. fimiseda* (Ces. et Not.) Wint., Die Pilze Ascomyc., in Rabenh. Krypt. Fl., 2, 1887: 170; [8]: 105. — Подоспора навозная.

Перитеции яйцевидные или шаровидные, 1—1,5 мм выс., покрыты короткими волосками. Сумки 8-споровые, цилиндрические, на длинной ножке, 400—500×45—70 мкм. Споры в верхней части сумки расположены в два ряда, эллипсоидальные, черно-коричневые, 50—60×25—35 мкм, с двумя бесцветными придатками, верхним—коротким, нижним—длинным. Копротроф.

На конском навозе—Аштаракский р-н, с. Сагмосаван, 12. IX. 1989. После инкубирования во влажной камере.

22. *P. laevis* Milovitz., Матер. по микофл. УРСР, 2, 1937: 19; [8]: 102. Подоспора гладкая.

Перитеции гладкие, грушевидные, 500—680×450—500 мкм. Сумки цилиндрические, на верхушке утолщенные, 200—250×40 мкм, с 2—4 спорами. Споры эллипсоидальные, 32—35×20 мкм, с одним придатком на конце. Копротроф.

На конском навозе—Анкаван, 29. V. 1989; Аштаракский р-н, с. Сагмосаван, 5. VI. 1989. После инкубирования во влажной камере.

23. *Rhodotus palmatus* (Bull.:Fr.) R. Mre, Bull. Soc. Mycol. France, 1910:26; [2]:110.—Родотус дланевидный.

Шляпка вначале оранжево-коралловая, затем бледнеющая, светло-бурая, с полосатым завернутым краем, растрескивающаяся, 3—6 см в диаметре. Мякоть белая, при прикосновении краснеющая. Пластинки светло-рыжеватые, приросшие или нисбегающие, широкие. Ножка светлее шляпки, боковая, изогнутая, вверху мучнистая, 2—4×1—1,5 см. Споровый порошок розоватый. Споры бесцветные, почти округлые, бородавчатые, 4,5—8 мкм. Вкус острый. Ксилотроф.

На валежной древесине лиственных пород—Кировакан, 23. X. 1989.

24. *Saccobolus violascens* Bond., Ann. Sci. Nat. v., 10. 1896: 230 [7]:58.—Саккобол фиолетовый.

Апотеции шаровидные, разбросанные, светло-фиолетовые, с плоским и слегка округлым гименнальным слоем, до 1 мм в диам. Сумки булавовидные, 8-споровые, 180—190×30—35 мкм. Споры эллипсоидальные, неравнобокие, вначале бесцветные, позже фиолетовые, 15—18×1—8 мкм, склеены студенистой массой в клубки размером 40—60×20 мкм. Парафизы разветвленные, бесцветные, на верхушке расширенные. Копротроф.

На экскрементах коровы—Анкаван, 12. VIII. 1989; на конском навозе—окр. г. Спитак, 5. VI. 1989. После инкубирования во влажной камере.

25. *Sordaria fomicola* (Reb.) Ces. et de Not., Schema classit. ster. II. 1863:52; [8]:107.—Сордария навозная.

Перитеции грушевидные, полупогруженные, 300—550×270—300 мкм, с согнутым хоботком, темно-коричневые, толстостенные, с гифообразными отростками. Сумки цилиндрические, 120—170×15—19 мкм. Копротроф.

На коровьем навозе—Кировакан, 14. VI. 1989. После инкубирования во влажной камере.

26. *Sporormia minima* Auersw., Hedwigia, 7. 1868: 66; [8]: 109.—Спорормия маленькая.

Перитеции шаровидные, мелкие, полупогруженные, 100—150 мкм в диам. Сумки цилиндрические или цилиндрически-овальные, с короткой ножкой, 80—85×12—15 мкм. Споры цилиндрические, с закругленными концами с 3 перегородками, 28—34×4—6 мкм. Копротроф.

На экскрементах травоядных животных—окр. г. Спитак, 25. V. 1989. После инкубирования во влажной камере.

27. *Stemonitis flavogenita* Jahn, Vern. Bot. Ver. Brand., 45, 1904:165; [10]:69.—Стемонитис землесто-желтый.

Плазмодий лимонно-желтый. Споровместилища коричневые или буроватые, теснокученные на подложке, 4—8 мм выс. Ножки черные, 3—4 мм выс. Капиллиций образует правильную поверхностную сеть. Споры светло-бурые, шаровидные, гладкие или мелко-бородавчатые, 7—9 мкм в диаметре. Ксилотроф.

На опавшей гниющей древесине тополя—Мартуни, 10. VIII. 1989.

28. *Strickeria vitalbae* (de Not.) Koschk., E. H. Кошкеловар, 11 П. Фролов, Микофл. подгори. равн. Копетдага и цент. Каракумов, 1973:70; [13]:220.

Псевдотеции одиночные, рассеянные, поверхностные, шаровидные, при созревании в центре вдавленные, с сосочковидным устьищем и округлым порусом. Перидий черный, углистый. Сумки цилиндрические, на короткой ножке. 130—140×12—13 мкм, с нитевидными простыми бесцветными парафизоидами. Споры с 3—5 поперечными и одной неполной продольной перегородками, широко цилиндрические или широковеретеновидные, с округлыми или заостренными концами, 22—26×7—10 мкм, желтовато-бурые, расположены в один ряд. Ксилотроф.

На одресневевших стеблях *Astragalus* sp.—окр. г. Спитак, близ разлома, 15. V. 1989.

29. *Lylaria bulbosa* (Pers.) Berk. et Br., Quel. Brit. Fung. 1860:385; [8]:222.—Ксилария бульбовидная.

Стромы цилиндрические, у основания шаровидно-клубневидные, до 2 см, иногда на верхушке приплюснутые, преимущественно разветвленные, на верхушке и внизу стерильные. Перитеции шаровидные, с выступающими на поверхность стромы устьищами. Сумки цилиндрические, 8-споровые, 80—85×6—7 мкм, с парафизами. Споры коричневые, веретеновидные, неравнобокие, 12×4 мкм. Ксилотроф.

На опавшей гниющей древесине—Кировакан, смешанный лес, 23. X. 1989.

30. *X. longipes* Nits., Puzosom. Germ., 1867:14; [8]:222.—Ксилария длинноногая.

Стромы цилиндрические, прямые, кверху суженные, 5—10 см выс., 0,5—0,7 см толщ., на длинной стерильной ножке, одиночные или группами по 2—4 на толстом полусферическом черном мицелиальном сплетении, вначале коричневые, позже черные, морщинистые. Перитеции шаровидные. Сумки цилиндрические, 8-споровые, 80—100×7—8 мкм, на ножке. Споры темно-коричневые, эллипсоидальные, неравнобокие, 8—12×5—6 мкм.

Анаморфы образуются на молодых стромах, конидии светло-серые, яйцевидные, 8×4—5 мкм. Ксилотроф.

На гниющей древесине лиственных пород—Кировакан, окр. пансионата «Теждер», лес, 22. V. 1988; 23. X. 1989.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Вассер С. П. Флора грибов Украины. Агариковые грибы. Киев, 1980.
2. Васильева Л. П. Агариковые шляпочные грибы Приморского края. Л., 1973.
3. Визначник грибів України 3, Київ, 1967.
4. Визначник грибів України. 3, Київ, 1971.
5. Нездойминого Э. Л. Шляпочные грибы СССР. Род *Cortinarius* Fr. Л., 1983.
6. Сержанова Г. И. Шляпочные грибы Белоруссии. Минск, 1984.
7. Смицкая М. Ф. Флора грибов Украины. Оперкулятные дискомицеты. Киев, 1980.
8. Смицкая М. Ф., Смык Л. В., Мережко Т. А. Определитель пиреномицетов УССР. Киев, 1986.

9. *Томилин Б. А.* Определитель грибов рода *Mycosphaerella* Johans. Л., 1979.
10. Флора споровых растений Казахстана. Низшие грибы и миксомицеты. 10. Алма-Ата, 1977.
11. Флора споровых растений Казахстана. Агариковые грибы. 13, 1. Алма-Ата, 1981.
12. Флора споровых растений Казахстана. Агариковые грибы. 13, 2. Алма-Ата, 1985.
13. Флора споровых растений Казахстана. Сумчатые грибы. Локулоаскомицеты. 12, 2. Алма-Ата, 1987.
14. *Ainsworth D. C., Hawksworth D. L., Sutton B. C.* Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi. Surrey: C. A. B., 1983.
15. *Dennis R. W. G.* British Ascomycetes. Verlag von J. Cramer, 1968.
16. *Moser M.* Kleine Kryptogamenflora. Ascomyceten, b IIa, Stuttgart, 1963.

Поступило 6 VI 1989 г.

## НОВЫЕ НАДРОДОВЫЕ ТАКСОНЫ СЕМ. BRASSICACEAE

В. Е. АВЕТИСЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

*Система сем. Brassicaceae — надтрибы — дополнительный надродовой ранг*

В процессе рассмотрения системы сем. *Brassicaceae* стало очевидным, что, используя существующий набор рангов надродовых таксономических категорий, невозможно сгруппировать родственные трибы и тем самым отразить главные направления в развитии семейства. Так, H. Melchior [5], опираясь на систему сем. *Brassicaceae* E. Janchen [1], выделяет группы и подгруппы, включающие те или иные трибы. В моих предшествующих публикациях [1, 2] все 15 триб системы Janchen объединены в 3 укрупненные трибы, смысловое значение которых не адекватно удобствам классификации: *Sisymbrieae* s. l. (= *Sisymbrieae* s. str., *Hesperideae*, *Arabideae*, *Alysseae*, *Lepidieae*, *Stenopetaleae*, *Schizopetaleae*), *Brassiceae* s. l. (= *Brassiceae* s. str., *Chamireae*, *Heltophileae*), *Thelypodieae* s. l. (= *Stanleyeae*, *Pringiceae*, *Romanschulzieae*, *Streptantheae*, *Cremolobeae*, роды *Thelypodium*, *Thelypodopsis*, *Borodinia*, *Megadenia*). Сказанное побуждает выделить дополнительный надродовой ранг (*gradus supplementarius*) — надтрибу (*supertribus*) с использованием окончания — “*Idinae*”. Надтриба не равноценна подсемейству, так как не обладает потенциями ранга семейства, т. е. различия между надтрибами менее категоричны, чем между подсемействами. В то же время надтриба отражает общее направление развития входящих в нее триб. Очевидно, данная таксономическая категория наиболее применима помимо *Brassicaceae*, к таким естественным семействам, как *Asteraceae*, *Apiaceae* и др.

В соответствии со сказанным упомянутые выше трибы *Sisymbrieae* s. l., *Brassiceae* s. l., *Thelypodieae* s. l. более целесообразно рассматривать в ранге надтрибы, как *Sisymbriidinae*, *Brassicidinae*, *Thelypodiidinae*.

При обзоре системы данного семейства в объеме флоры Кавказа [3] возникла также необходимость в описании новой подтрибы трибы *Lepidieae*, вместо прежней подтрибы *Physariinae* системы Janchen, поскольку не все признаки, которыми он характеризует данную подтрибу (опушение отсутствует или из простых волосков), соответствуют типо-

ному роду *Physaria* (Nutt.) A. Gray (опушение из многораздельных чешуйчатых волосков). Типовым родом новой подтрибы *Coluteocarpiinae* является род *Coluteocarpus* Boiss.

Ниже приводится описание новых таксонов.

**Supertribus Sisymbriidinae** V. Avet., supertribus et gradus novi (= tribus Sisymbrieae DC. s. l. sensu V. Avetisjan 1983, Bot. Journ., 68, 10: 1303).—Fructus erostres; ovarium sessile, gynophoro raro fullo; cotyledones planae, rarissime spiralliter convolutae vel transverse plicatae; stamina corolla breviora.

Typus: *Sisymbrium* L.

Плоды без носика; завязь сидячая, реже на гинефоре; семядоли плоские, очень редко спирально закрученные или поперечно сложенные; тычинки короче венчика.

Тип: *Sisymbrium* L.

**Supertribus Brassicidinae**, supertribus et gradus novi (= tribus Brassiceae s. l. sensu V. Avetisjan 1983, Bot. Journ., 68, 10: 1303).—Fructus rostrati; ovarium sessile, gynophoro raro fullo; cotyledones longitudinaliter vel transversaliter plicatae, rarissime planae; stamina corolla breviora.

Typus: *Brassica* L.

Плоды с носиком; завязь сидячая, реже на гинефоре; семядоли вдоль или поперечно сложенные, очень редко плоские; тычинки короче венчика.

Тип *Brassica* L.

**Supertribus Thelypodiidinae** V. Avet., supertribus et gradus novi (= tribus Thelypodieae Prantl s. l. sensu V. Avetisjan 1983, Bot. Journ., 68, 10: 1303).—Fructus erostres; ovarium gynophoro praesertim fullo, raro sessile; cotyledones planae; stamina corolla longiora raro breviora.

Typus: *Thelypodium* Endl.

Плоды без носика; завязь преимущественно на гинефоре, реже сидячая; семядоли плоские; тычинки превышают венчик, реже короче.

Тип *Thelypodium* Endl.

**Subtribus Coluteocarpiinae** V. Avet., subtribus nova (= subtribus Physariinae sensu Janchen 1942, non Prantl 1891).—Plantae glabrae vel pilis simplicis tectae; silliculae inflatae, ovales, ellipticae, obovoideae vel didymae.

Typus: *Coluteocarpus* Boiss.

Растения голые или опушение из простых волосков; стручочки вздутые, овальные, эллиптические, обратнояйцевидные или двойчатые.

Тип: *Coluteocarpus* Boiss.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Аветисян В. Е. Бот. журн., 61, 9, 1198—1203, 1976.
2. Аветисян В. Е. Бот. журн., 68, 10, 1297—1304, 1983.
3. Аветисян В. Е. Бот. журн., 75, 7, 125—128, 1990.
4. Janchen E. Österr. Bot. Zeitschr., 91, 2—28, 1942.
5. Melchior H. Cruciferae (Brassicaceae) In A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien. Gebrüder Borntraeger, Berlin, 1964.

Поступило 11.XII 1989 г.

## ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ СТРОЕНИЯ БУКНЯКОВ АРМЕНИИ

Р. С. ПЕТРОСЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

*Флора Армении—букняки—тип строения.*

Буковые леса Кавказа представлены разновозрастными насаждениями с большим диапазоном возрастов, что в первую очередь объясняется высокой теневыносливостью бука [1, 2, 5]. В лесном фонде Армянской ССР преобладают молодые буковые леса, появившиеся после различного рода рубок. Нарушенные леса сохранились лишь на небольших территориях—в недоступных ущельях и на очень крутых склонах.

Структурные особенности букняков Армении изучены пока недостаточно [3, 4]. В большинстве своем они разновозрастные, причем половина стволов имеет возраст менее 100 лет, а число деревьев старше 200 лет составляет всего 7—10% [3].

Наибольшая заселенность наблюдается в ступенях толщины 8—10 см, а деревьев с диаметром больше 88 см мало. Для буковых насаждений характерна сложная форма строения по высоте, причем четкие границы отдельных ярусов отметить невозможно, поскольку присутствуют иногда деревья всех возрастных групп.

Возрастную структуру бука изучали в Ноемберянском и Баграташенском лесхозах на более чем 20 пробных площадках, заложенных в диапазоне высот 1000—1700 м над ур. моря, где самые старые буковые деревья достигают 240—280 лет. При одинаковом диаметре возрастной диапазон достигает 2—3 классов возраста, а в адекватном возрасте колебание диаметров достигает 20—25 см.

В пределах высот 1000—1200 м над ур. м в районе исследований преобладают древостой бука со следующими двумя типами строения. Первый тип характеризуется присутствием деревьев со ступенями толщины от 8 до 40 см (высота стволов от 7 до 20—21 м) с преобладающим ступени 20 см, и древостое обычно примесь граба кавказского (до 1 единиц состава, иногда и выше) со ступенями толщины 8—24 см и высотой 6—15 метров. Тип леса—разнотравный либо злаково-разнотравный букняк. Количество буковых деревьев первого яруса не превышает 136—140, грабовых во втором ярусе—200—250 деревьев на 1 га. Второму типу присуще почти полное преобладание бука ступеней 32—48 см с высотой 2—21 м, но в древостое нередко присутствуют перестойные экземпляры с диаметром 56—60 см и высотой 23—26 м. Тип леса—мертвопокронный, количество буков в первом ярусе обычно составляет 100—110 деревьев на 1 га.

В поясе 1200—1400 м, где наблюдается наибольшее типологическое разнообразие букняков, строение древостоев можно отнести к следующим трем основным типам.

1. Характеризуется преобладанием буков с низкими ступенями толщины (8—16 см) при наличии высоких (56—60 см) и почти полном отсутствии промежуточных ступеней толщины. Высота древостоев соответственно составляет от 5—9 до 12—13 м и 22—23 м, количество стволов—в среднем 500 деревьев на 1 га. Достаточно характерна примесь граба, липы, в основном слагающих второй ярус.

II. Распределение буков по ступеням толщины относительно равномерно, причем есть древостой с начальным диаметром деревьев от 8 до 20 см. Иногда присутствуют деревья граба, местами входящие и первый ярус, и дуба грузинского, имеющего большие диаметры (60—68 см). Тип леса—чаще ясенниковый, полнота 0,7—0,8.

III. Хорошо выделяются три поколения со ступенями толщины 8—21, 32—60 и свыше 76—80 см. На 1 га произрастает 500—510 деревьев: бука, из них 280 (более 50%) с диаметром 8—12 см. Для древостоев этого типа характерна небольшая примесь граба в стадии жердняка. Тип леса—преимущественно мертволокровный, полнота свыше 0,7.

В поясе 1400—1600 м буковые древостой относятся главным образом к последним двум типам, а на высотах больше 1600 м—к первому.

Таким образом, строение буковых древостоев неодинаково в зависимости от высотных поясов. В частности, до высоты 1200 м преобладают древостой, относящиеся к 2 типам строения: первый с доминированием деревьев со ступенями 20 см и второй—32—48 см. В средней горной зоне преобладают 3 типа древостоев: первый характеризуется отсутствием промежуточных ступеней толщины, во втором деревья бука по ступеням толщины распределены сравнительно равномерно, а в третьем можно выделить три обособленных поколения. Эти типы строения характерны и для высот больше 1400 м, однако на верхнем пределе распространения бука чаще встречаются древостой первого типа.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бицин А. В. Строение и продуктивность горных лесов, 128, М., 1965.
2. Калущий К. К., Печегов Ю. А. В кн. Буковые леса СССР и ведение хозяйства в них. 18—49, М., 1972.
3. Хуришдзян П. А., Тер-Гизарян К. А., Габриелян В. Г. Гр. БИН АН АрмССР, 22, 5—42, 1987.
4. Хуришдзян П. А., Марджанян Ф. С. Биолог. ж. Армении. 25, 2, 69—74, 1972.
5. Ярошенко Г. Д. Буковые леса Армении, 178, Ереван, 1962.

Поступило 11.IV 1989 г.

## О ЕСТЕСТВЕННОМ ВОЗОБНОВЛЕНИИ В ДУБРАВАХ ДИЛИЖАНСКОГО ГОСЗАПОВЕДНИКА

К. А. ГЕР-ГАЗАРЯН, М. И. ШАРБАТЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван  
Дилижанский государственный заповедник

Флора: Армения — дубравы Дилижанского заповедника — естественное возобновление.

В настоящее время продуктивность дубрав Армении невысокая, что в значительной степени является следствием неразумной хозяйственной деятельности в прошлом. В этой связи важное значение приобретают изучение особенностей лесовозобновления в дубравах и разработка эффективных мер по улучшению качества лесов.

Данных о лесовозобновлении в дубравах различных районов Армении накоплено пока недостаточно [2, 4—6]. В настоящем сообщении представлены результаты изучения возобновительных процессов в дубовых лесах Дилижанского заповедника, о чем в специальной литературе сведения отсутствуют.

**Материал и методика.** Исследования проводили в 1985—86 гг. на территории Дилижанского госзаповедника, занимающего около 25 тыс. га, в бассейне р. Агстев. Лесопокрываемая площадь составляет более 20 тыс. га, в том числе дубравы—7 тыс. га. Средняя полнота дубовых лесов 0,54, бонитет III, средний возраст 100 лет, средний запас на 1 га 120 м<sup>3</sup>.

Учет подроста и самосева проводили на ленточных площадках размером 1×10 м (10—15 шт. на 1 га) согласно общепринятым методическим указаниям [1, 3].

**Результаты и обсуждение.** Установлено, что общая численность подроста и самосева в дубравах заповедника зависит от абсолютной высоты места произрастания (табл. 1). Наибольший подрост (в среднем 368 шт/га) сконцентрирован в лесах нижнего горного пояса—до отметки 1200 м над ур. моря. По мере увеличения высоты численность подроста постепенно идет на убыль и на высоте 2000 м сводится к минимуму (6547 шт/га), т. е. сокращается почти в 6 раз. Высотный градиент убыли подроста (с учетом его количества на промежуточных высотах) составляет в среднем 3,8 тыс. шт/га на каждые 100 метров. Причем до высоты 1600 м этот показатель равен в среднем 3,6, а на более высоких отметках увеличивается до 4 тыс. шт/га.

По сравнению с сопутствующими породами (граб, бук и др.) дуб возобновляется хуже. В частности, относительное содержание дубового подроста в общей массе возобновления составляет в среднем 35%, при этом минимум (14%) наблюдается в дубравах нижнегорий.

Примечательно, что в составе возобновления принимают участие оба вида лесобразующих дубов—дуб грузинский (*Quercus ibérica* Stev. in Vieb.) и дуб крупнопольниковый (*Q. macranthera* Fisch. et Mey.). Однако, если подрост крупнопольникового дуба встречается на всем протяжении исследуемого вертикального профиля, то возобновление

Таблица 1. Естественное возобновление в дубравах на различных гипсометрических отметках (числитель—дуб грузинский, знаменатель—дуб крупнопольниковый)

№	Порода	Среднее количество подроста (шт/га) по возрастным группам (годы)				Всего
		1—2	3—5	6—10	старше 10	
1	Дуб	800/150	975/100	920/50	1850/475	4545/775
	Граб	3925	11075	12000	3175	30075
	Бук	125	—	50	90	265
	Прочие	475	325	325	275	1200
Итого:		5475	12475	13145	1765	36860
2	Дуб	375/125	1225/2450	1220/1175	1100/2100	3320/5850
	Граб	1007	1400	700	4650	7757
	Бук	325	400	250	140	1115
	Прочие	1650	1275	90	112	3127
Итого:		3482	6750	3435	8102	21769
3	Дуб	100/975	20/2250	25/1525	220/1975	365/6725
	Граб	2535	2375	1050	3425	9375
	Бук	102	42	50	310	194
	Прочие	1175	1875	825	1075	5550
Итого:		4477	6512	3175	6915	22509
4	Дуб	—/235	—/525	—/725	—/1445	—/2930
	Граб	1150	425	859	1522	3947
	Бук	25	—	—	—	25
	Прочие	175	75	375	450	1075
Итого:		1585	1025	1950	3417	7972
5	Дуб	—/200	—/1250	—/620	—/1075	—/3145
	Граб	190	425	600	800	2015
	Бук	25	—	50	112	187
	Прочие	75	600	175	350	1200
Итого:		490	2275	1445	2337	6547

\* Высотное размещение пробных площадок: 1—1200 м, 2—1400, 3—1600, 4—1800 и 5—2000 м над ур. м.

грузинского дуба наблюдается только до 1600 м. В нижнегорьях (до 1200 м) подрост дуба грузинского больше, чем крупнопольникового, а выше в количественном отношении преобладает последний. Максимальное количество подроста дуба грузинского (в среднем 3,9—4,5 тыс. шт/га) приурочено к высотному диапазону 1200—1400 м, а крупнопольникового—1400—1600 м (5,9—6,7 тыс. шт/га).

Определенные закономерности выявлены и в распределении дубового подроста по возрастным группам. В частности, на всех гипсометрических отметках преобладает (40—50% к общему количеству)

подрост в возрасте старше 10 лет, а численность подроста младшего возраста и особенно самосева значительно ниже. Это обстоятельство свидетельствует об ухудшении процесса возобновления в дубравах заповедника в последнее десятилетие.

Отрицательным моментом является, видимо, возрастающее конкурирующее воздействие со стороны других древесных пород, особенно граба. Так, почти во всех случаях (исключая наиболее высоко расположенные участки) в дубравах преобладает грабовый подрост, причем на высотах до 1200 м его количество по сравнению с дубом больше почти в 6 раз. На отметках порядка 2000 м влияние граба ослабляется, и по численности подроста дуб здесь занимает лидирующее положение. Таким образом, в дубовых лесах заповедника происходит постепенная, во многом нежелательная, смена коренных древостоев менее ценными грабовниками.

Оценка совокупности подроста дуба крупнопольничкового по категориям жизнеспособности показывает (табл. 2), что на всех высотных

Таблица 2. Распределение подроста дуба крупнопольничкового по категориям жизнеспособности (числитель — здоровый, знаменатель — угнетенный)

№	Среднее количество подроста		В том числе по возрастным группам (годы)							
			1—2		3—5		6—10		старше 10	
	шт/га	% %	шт/га	% %	шт/га	% %	шт/га	% %	шт/га	% %
1*	266	34	38	25	18	18	15	30	195	41
	51.9	66	112	75	82	82	35	70	280	59
2	1220	21	45	36	265	11	175	15	735	35
	463.0	79	80	64	2185	89	1000	85	1365	65
3	1840	27	290	30	975	43	205	13	370	19
	4885	73	635	70	1275	57	1320	87	1605	81
4	871	30	33	14	148	28	295	40	395	37
	203.9	70	202	86	377	72	430	60	1050	63
5	598	19	28	14	208	16	72	11	290	26
	2.47	81	172	86	1042	84	548	89	785	74

\* См. примечание к табл. 1.

отметках преобладает угнетенный поврежденный подрост (66—81% к общему). В абсолютном выражении больше всего здорового нормального подроста в зоне 1400—1600 м (соответственно 1,2 и 1,8 тыс. шт/га). В целом оценка жизнеспособности дубового подроста различного возраста свидетельствует о плохом качественном состоянии возобновления. Так, в старшей возрастной группе содержание угнетенных особей достигает 59—81%, в других возрастных группах этот показатель еще выше—86—89%. Таким образом, в среднем только одна особь подроста из десяти находится в достаточно жизнеспособном состоянии.

Обобщая изложенный материал, следует констатировать неудовлетворительный ход естественного возобновления дуба в Дилижанском госзаповеднике и недостаточность предшествующего возобновления для

замены материнского древостоя. Это обстоятельство требует неотложной разработки и осуществления определенных лесохозяйственных и лесокультурных мероприятий по улучшению воспроизводства дубрав.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Воробьев Д. В. Методика лесотипологических исследований. Харьков, 1959.
2. Махатадзе Я. Б. Дубравы Армении. М., 1957.
3. Побединский Л. Я. Изучение лесовосстановительных процессов. М., 1966.
4. Тер-Газарян К. А. Биолог. журн. Армении, 40, 8, 622—627, 1987.
4. Тер-Газарян К. А. Биолог. журн. Армении, 39, 12, 1017, 1986.
6. Ярошенко Г. Д. Сосна и дуб Армении. Эривань, 1929.

Поступило 11 IV 1989 г.

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

УДК 630\*232:630\*548

### О ФИТОМАССЕ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В ЛЕСНЫХ КУЛЬТУРАХ АПАРАНСКОГО РАЙОНА

Г. Г. МОВСЕСЯН

Институт ботаники АН АрхССР, Ереван

*Сосна обыкновенная—культуры лесные—фитомасса*

Лесные культуры сосны в Армении изучались рядом исследователей [3, 6, 11 и др.], однако при этом недостаточно внимания уделялось запасу фитомассы этих деревьев в разных условиях произрастания. В настоящем сообщении приводятся результаты изучения соотношения компонентов фитомассы сосновых деревьев в лесных культурах Апаранского района в связи с особенностями лесорастительных условий.

*Материал и методика.* Исследования проводили в 1983—84 гг. в чистых сосновых насаждениях Апаранского района. Высота над ур. моря 1950—2050 м, экпозиции—северная, южная и юго-восточная, крутизна склонов—20—25°.

Учет фитомассы вели у выкопанных с корнями 13—16-летних средних модельных деревьев (в 10-кратной повторности) согласно общепринятым методическим руководствам [1, 10, 11]. Полученные данные подвергали математической обработке [2, 4].

*Результаты и обсуждение.* Изучение вершинной продуктивности сосновых деревьев показало (табл.), что общая фитомасса и соотношение отдельных элементов ее в различных лесорастительных условиях неодинаковы. Максимальный запас фитомассы деревья имеют на северных склонах, где почвенные условия сравнительно благоприятнее: почва коричневая выщелоченная в поверхностном слое (0—10 см) 14,4% гумуса, 32,5 Са, 6,2 Mg, 1,6 Na мг-экв на 100 г почвы, при pH водном 6,6, удельном весе 2,47 г/см<sup>3</sup>, объемном весе 10 г/см<sup>3</sup>, общей порозности 55,5%, максимальной гигроскопичности 12,3, влажности завядания 15,9, наименьшей влагоемкости 37,0 и полной влагоемкости 50,4 процента от всей почвы [9].

Продуктивности и фракционный состав сосновых деревьев на склонах различной экспозиции

Экспозиция склона	Возраст деревьев	Общая фитомасса, т	В том числе (г—числитель, %—знаменатель)				Отношение массы надземной и подземной	
			ствол	ветви	хвоя	корни	надземной и подземной	хвои и корней
Северная	16	10192,0	3749,6	2290,	2220,6	1832,4	4,6	1,20
			37,2	22,6	22,0	18,2		
Южная	13	5111,7	1878,3	1190,0	960,0	1083,4	3,7	0,90
			36,8	23,3	18,7	21,2		
Юго-восточная	16	6104,0	2444,6	1785,0	870,0	1039,4	4,9	0,84
			40,0	29,2	13,7	17,1		

Общая фитомасса 16-летних деревьев здесь в среднем находится в пределах 9537,7—10192,0 т. Содержание отдельных элементов фитомассы довольно стабильно и колеблется в следующем диапазоне (в % к общей фитомассе); стволовая древесина—36,3—37,2, ветви—21,5—22,6, хвоя—22,0—25,2 и корни 17,0—18,2. Отношение надземной фитомассы к подземной также меняется незначительно—4,6—4,9. На южных склонах гор фитопродуктивность сосен значительно ниже. Так, на юго-восточных склонах с менее плодородными почвами содержание гумуса в верхнем (0—10 см) слое составляет 9,9%, Са—32,9, Mg—6,1, Na—0,2, при pH водном 6,9, уд. весе 2,59 г/см<sup>3</sup>, объемном весе 1,11 г/см<sup>3</sup>, общей порозности 44,4%, максимальной гигроскопичности 10,2, влажности завядания 17,1, наименьшей влагоемкости 36,0 и полной—48,1% от веса почвы [9]. Общая фитомасса деревьев меньше в среднем на 40—41%, причем масса стволовой древесины на 35%, ветвей—на 22, хвои—на 61 и корней—на 43%. Таким образом, при ухудшении почвенных условий наибольшему сокращению подвергается масса корней и хвои, т. е. морфологические органы, играющие основную роль в нормальной жизнедеятельности древесных растений. Резкое уменьшение вегетативной мощности полярных метаболических органов деревьев способствует значительному снижению соотношения хвоя—корни, составляющего 0,84, что в 1,6—2 раза меньше, чем у деревьев, произрастающих на северных экспозициях гор.

На южных склонах гор, где лесорастительные условия еще хуже, фитомасса 13-летних деревьев сосны составляет в среднем 5111,7 т. Даже при экстраполяции показателей фитомассы с учетом возрастных различий на южных склонах запас фитомассы сосны в 1,5 раза меньше, чем на северных. При этом на южных склонах несколько выше процентное содержание в общей фитомассе (до 21,2%), что является следствием приспособительной реакции растений к неудовлетворительным почвенным условиям, складывающимся на наиболее инсолируемых участках гор. Это приводит к значительному сокращению соотношения надземных и подземных органов, в том числе хвои и корней. По-видимому, преимущественное развитие корневых систем на южных склонах отрицательно сказывается на росте массы других морфо-

структурных органов, в частности, хвоя. В итоге нарушается корневая корреляция, приводящая к снижению устойчивости деревьев.

Как известно, древесные породы при нормальных условиях роста обладают генетически закрепленной тенденцией к определенному соотношению корней и надземной части [8]. Обычно у более молодых растений это отношение больше, с возрастом оно уменьшается [7]. Таким образом, продуктивность сосновых деревьев тесным образом связана с лесорастительными условиями, в частности, с топографическими и эдафическими условиями местности. Ухудшение этих условий сопровождается сокращением темпов накопления органического вещества деревьями. Рассматривая последние в качестве важнейшего критерия жизнеспособности и устойчивости древесных растений [5], следует прийти к выводу о первоочередной роли соотношения полярных метаболических органов (хвоя и корни) в сокращении вегетативной мощности сосны в неблагоприятных условиях произрастания.

Таким образом, первичная фитопродуктивность сосны, как и перераспределение различных компонентов фитомассы, тесным образом связана с лесорастительными условиями. Сокращение вегетативной мощности сосны в неблагоприятных условиях произрастания есть результат нарушения корневой корреляции, ведущей в конечном счете к снижению устойчивости насаждений.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бизюков И. И. и др. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М., 1978.
2. Волженицкий В. П. Первичная обработка экспериментальных данных. Л., 1969.
3. Габриелян В. Г. Лесные культуры юго-восточной Армении и их райоширование. Ереван, 1975.
4. Доспехов Б. А. Планирование полевого опыта и статистическая обработка его данных. М., 1972.
5. Казарян В. О. Старение высших растений. М., 1972.
6. Казарян В. О. и др. Научные основы облесения и озеленения Армянской ССР. Ереван, 1974.
7. Крамер Н., Козловский Г. Физиология древесных растений. М., 1963.
8. Лир Х. и др. Физиология древесных растений. М., 1974.
9. Монтесян Г. Г. Канд. дисс., Ереван, 1985.
10. Молчанов А. А., Смирнов В. В. Методика изучения прироста древесных растений. М., 1967.
11. Уткин А. И. Итоги науки и техники, сер. лесов. и лесовед., М., 1975.
12. Хришудян П. А. Биологические основы облесения долинных грунтов озера Саян. Ереван, 1971.

Поступило 11.IV 1989 г.

## ОБ ИЗМЕНЕНИИ ИНДИКАЦИОННОЙ РОЛИ ТИПЧАКА (*FESTUCA SULCATA* HACK.) В СТЕПНОМ ПОЯСЕ АРМССР

Г. Ш. ЦЕРСЕСЯН, Э. Ф. ШУР-БАГДАСАРЯН

Институт почвоведения и агрохимии Госагропрома АрмССР, Ереван

Степи Армении—индикаторы: среды—типчак *Festuca sulcata* Hack.

Как известно, растительность является индикатором среды, поэтому, определив средообразующую роль отдельных видов в ценозе, можно почти безошибочно судить о свойствах почвы и состоянии ее плодородия.

В Армянской ССР индикационные исследования пока не привлекают должного внимания. Между тем выявление среднеобразующего воздействия того или иного вида растений дает возможность более точно определить мероприятия, способствующие улучшению среды и, в частности, повышению продуктивности пастбищных угодий.

Поскольку в степном поясе эрозийные процессы протекают более интенсивно, чем в лежащих выше почвенно-растительных поясах, перед нами стояла задача изучить средообразующее значение преобладающего на пастбищах растения—типчака *Festuca sulcata* Hack. и выявить степень его устойчивости к чрезмерному выпасу.

**Материал и методика.** Исследования проводили на территории Абовянского почвенно-эрозийного опорного пункта на задернованных (неэродированных) и сильно-эродированных участках западного склона в течение 1987—1988 гг.

Для выявления изменения соотношения видов на различных по состоянию плодородия участках с каштановой почвой проводили вырезку и расчленение монолитов площадью 50×50 см в 4-кратной повторности, после чего в воздушно-сухом состоянии определяли вес надземных и подземных частей отдельных видов растений. Определяли влажность и физико-химические свойства почвы.

**Результаты и обсуждение.** Обычно на умеренно выпасаемых пастбищах степного пояса типчак является преобладающим в силу своих биолого-морфологических особенностей растением. По типу кущения это низовой плотнокустовой злак, вегетативные побеги которого сосредоточены в основном в приземном слое, и поэтому полностью не стравливаются животными. Сохраняя некоторую часть фотосинтезирующих органов, этот злак способен накапливать в какой-то мере питательные вещества, нормально развиваться и, следовательно, лучше выдерживать систематический выпас, чем высокорослые рыхлокустовые злаки. Типчак хорошо приспособлен также к неблагоприятным погодным условиям, особенно к засухе, что объясняется сравнительно слабой транспирацией при наличии очень узких листьев по сравнению с верховыми злаками.

Хотя типчак особенно широко распространен в зоне горных степей, он довольно легко приспособливается к условиям полупустыни-

ного пояса, а также освещенных склонов лугово-степного пояса, не являясь, однако, преобладающим растением в травостое. Он образует многочисленные мелкие корни, сплошь пронизывающие верхний слой почвы, создавая тем самым плотную дернину, предохраняющую почву от смыва. Часть корней периодически отмирает и, разлагаясь под воздействием микробов и ферментов, образует гумусовые вещества, о чем свидетельствует темная окраска верхнего слоя почвы, резко отличающаяся от нижних горизонтов.

Сопутствующими типчаку растениями являются *Koeleria gracilis* Pers., *Agropyron repens* (L.) P. B., *Bromus tomentellus* Boiss., *Poa bulbosa* L. Содержание их в травостое зависит от метеорологических условий, форм рельефа и, в особенности, от степени интенсивности выпаса. Вес подземной массы типчака обычно выше надземной. Так, на слабо-выбитом участке склона надземная масса составила 47%, а подземная — 53% от всей фитомассы травостоя. Столь значительное содержание надземных и тем более подземных частей типчака указывает на его высокие почвозащитные свойства и на значительную роль в накоплении органических веществ в почве.

Хотя типчак лучше многих злаков выносит интенсивную пастьбу, однако все усиливающееся бесперебойное скашивание его надземных органов приводит к снижению жизненного состояния этого выносливого растения и постепенному его выпадению из травостоя. Так, на средне-выбитом участке содержание типчака в 2,3 раза, а на сильновыбитом — в 3,3 раза было меньше, чем на слабовыбитом участке склона: на очень сильновыбитой эродированной части склона единично встречающиеся слабообразованные особи типчака были представлены незначительным количеством вегетативных побегов при почти полном отсутствии генеративных органов.

Полное вынашивание типчака сопровождается резким изменением среды — почвы. Если на слабовыбитых незэродированных участках склона слой почвы в зависимости от форм рельефа варьирует от 32 до 60 см, а гумус — от 3,8 до 4%, то на очень сильно выбитой сильноэродированной части склона слой подпочвы составляет 3—5 см, гумус — 0,1—0,3%. Влажность в верхнем слое (0—10 см) почвы на незэродированных пастбищах составляла 5/10 21 мм, на сильноэродированной — 7,0 мм. Смыв почвы при сумме атмосферных осадков за сутки 27 мм на слабовыбитом эродированном участке не отмечался, на очень сильновыбитом эродированном участке он составил 811 кг/га.

На каштановых почвах, где ценозообразующая роль принадлежит типчаку и сопутствующим ему злакам, физическая глина составляла 36,3—39,1%, на сильноэродированных — 20,3—23,5%.

С уничтожением дернового покрова, снижением индикаторной роли типчака и усилением эрозионных процессов на деградированных склонах развиваются засухоустойчивые, нетребовательные к плодородию почвы растения, которые в силу своих морфологических особенностей не в состоянии защищать оставшуюся на склоне почву. Такими растениями являются преимущественно однолетние сорняки: *Quercus испанica* L., *Alyssum desertorum* Stapf., *Filago arvensis* L., *Zizip-*

*hara tenuior* L., *Zerna tectorum* L., *Hordeum crinitum* Schreb. и др. Из многолетних испыхо выдерживают выпас *Thymus rarriflorus* C. K. h., *Teucrium polium* L. и др.

Установлено, что от частоты выпаса зависят в значительной степени видовой состав и структура изреженной растительности эродированного платбища. Так, если на одной части сильноэродированного склона при ежедневном прохождении животных устойчивым оказался *Polygonum aviculare* L., имеющий стелющиеся стебли и стержневой корень, проникающий в толщу выветриваемой породы—песчаников, то на изредка выпасаемом участке склона изреженный травостой состоял из однолетних злаков—ячменя длинноволосяного и костера кровельного,—образующих крайне незначительные надземные и подземные органы, не способные образовывать дерновый покров.

Таким образом, при чрезмерном и систематическом выпасе средообразующая роль типчака сводится к минимуму, что в свою очередь приводит к уничтожению дернового покрова, смыву почвы. Показателем резкого ухудшения плодородия почвы является участие на оголенных склонах засухоустойчивых, преимущественно однолетних сорняков, образующих незначительную фитомассу, не способную предохранять оставшуюся на склонах почву от смыва.

Основными мероприятиями, способствующими нормальному развитию и продлению жизненного цикла типчака, являются нормальная нагрузка, периодический отдых, неполное стравливание и внесение недостающих в почву элементов питания растений.

Поступило 6.1.1989 г

## *EUCOMIS PUNCTATA* L'HERIT. В УСЛОВИЯХ ЗАКРЫТОГО ГРУНТА ЕРЕВАНСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

М. Я. АСАТРЯН

Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

*Эвкомис: точечный—луковица—закрытый грунт.*

Род *Eucomis* L' Herit относится к семейству *Hyacinthaceae* [2, 4] и по разным сводкам насчитывает от 10 до 14 видов [1, 6, 7]. Наибольшее число видов преимущественно сконцентрировано на самом юге Южной Африки: в провинциях ЮАР (Трансвааль, Натал, Капская и Оранжевая). Встречаются они во влажных местообитаниях.

В коллекциях Ереванского ботанического сада имеется 4 вида *Eucomis*: *E. punctata* L., Herit., *E. bicolor* Baker, *E. pole-evansii* N. E. Br., *E. undulata* Ait. В настоящей статье приводятся краткие итоги интродукции *E. punctata*, весьма декоративного в условиях закрытого грунта ботанического сада растения.

Нами проведены фенологические наблюдения и биометрические измерения, а также анализ луковиц методом препарирования.

*E. punctata*—Эвкомис точечный. Известен и под названием цветок ананаса [5]. Луковица удлиненная, 9,5—10 см дл., 6—6,5 см в диам., донце выпуклое, клубнеподобное, 5—5,5 см дл. Листьев 6—14. 15—80 см дл. и 5—6,5 см шир., они ремневидные, желобчатые, по краям курчавые, ярко-зеленые, густо покрыты удлиненными темно-вишнево-коричневыми пятнами и точками или брызгами, особенно с нижней стороны и у основания. Молодые листья торчащие, старые—горизонтально отогнутые. Соцветие—плотный султан на толстой, но очень ломкой цветочной стрелке 75—95 см дл. и 2—2,5 см в диам. Стрелка также пятнистая и выходит из центра листьев.

Особенностью видов рода *Eucomis*, отличающей их от других лилейных, является наличие пучка листовидных брактеев на вершине соцветия и виде «хохолка». Хохолок у *E. punctata* состоит из 16—20 мелких брактеев 0,5—7 см дл. Цветки, в количестве 80—110, сосредоточены на сравнительном ограниченном участке стрелки, достигающей 35—45 см. Они небольшие, 1,2—1,5 см в диам., широкооткрытые. Каждый цветок с одним, редко с двумя зелеными, по краям беловатыми, пятнистыми прицветниками. Сегменты околоцветника сросшиеся у основания, нити тычинок белые, расширенные и также сросшиеся у основания, образуют мелкую фиолетового цвета чашу. Завязь коричневая, с остроконечным рыльцем.

Цветки имеют зловонно-сладковатый запах и обильный нектар, выделяемый септальными нектарниками и скапливающийся у основания завязи. По литературным данным [3], *Eucomis* пахнет одновременно нектаром и навозом. Цветки посещают мухи, прежде всего надальные, для которых приманкой на дальнем расстоянии служит запах, а на ближнем—окраска тычинок.

Плод—локулицидная легкая трехстворчатая коробочка 0,8 см дл. и 1,2 см шир., обычно в каждом гнезде по 1—3, редко больше семян. Семена черные, почти шаровидные, 0,2—0,3 см дл.

В природе (в южном полушарии) *E. punctata* цветет весной (сентябрь—ноябрь), у нас—в июне-июле. В литературе данных о продолжительности и особенностях цветения и плодоношения нами не обнаружено. Продолжительность цветения в условиях закрытого грунта Ереванского ботанического сада составляет 35—50 дней. Сегменты околоцветника в начале цветения беловатые, в середине—зеленоватые, на 8—12 день цветения околоцветник становится зеленым и в таком виде сохраняется при плоде. Раскрывание цветков происходит не одновременно, а в течение длительного периода времени, что удлиняет общий срок цветения. Цветки распускаются поочередно, от основания до хохолка. Стрелка одновременно несет и бутоны, и цветки, а на нижней части и плоды. Созревание плодов длится 30—40 дней.

Анализ зрелых цветущих луковиц *E. punctata* показал, что она состоит из 52—65 незамкнутых чешуй нескольких вегетационных циклов. Интересно отметить, что самые внутренние 8—10 чешуй почти

замкнутые (по всей вероятности, только на первых стадиях развития). В луковице вместе с зелеными ассимилирующими листьями имеются и катафиллы. По результатам анализа и литературным данным [1], катафиллы в луковицах закладываются только со второго года и в каждом вегетационном цикле их формируется не более 1—3. При анализе луковиц выявлено также, что цветочная почка закладывается лишь после периода покоя.

Для выращивания *E. punctata* необходимо яркое освещение, оптимальная температура должна поддерживаться в пределах 17—20°. Растение любит рыхлую, насыщенную питательными веществами почву. Пересадка возможна через 3—4 года весной в дерновую, листовую и перегнойную почву [1:0.5:1] с добавлением крупнозернистого песка. В период роста растения полив обильный, но время покоя — умеренный.

В связи с отсутствием в литературе данных об относительном покое видов рода *Eusomis* приводим краткие результаты наших наблюдений. После отцветания у *E. punctata* наступает период относительного покоя, при котором они почти полностью сбрасывают листву, в отличие от нецветущих особей, у которых в покое листья отмирают частично. Покой длится 1,5—2,5 месяца. В конце ноября-начале декабря у *E. punctata* начинается надземное развитие с появлением на поверхности почвы бугорка листьев. В бугорке оказались листья двух типов: одни сформированы из низовых листьев, по 3 [редко 2 или 4], другие из оснований ассимилирующих листьев. Оба типа листьев на начальных стадиях развития свернуты в трубку. Над поверхностью почвы вначале появляются низовые листья, даже в зачаточном состоянии они пятичленные, темно-вишневые, с суживающейся верхушкой. Самый наружный низовой лист более короткий и не полностью охватывает основание листьев, тогда как следующие два листа длиннее и почти одинакового размера, плотно прилегают друг к другу. Низовые листья усиленно растут и, достигнув определенной длины [8—9 см], прекращают рост. Дальнейшее развитие продолжают ассимилирующие листья, пока не достигнут обычных размеров. Этот процесс длится 60—75 дней. Низовые листья как бы поддерживают ассимилирующие листья на первых этапах развития, позже они высыхают.

У ассимилирующих листьев в период подземного развития зачатки белые, без пятен, далее на начальных стадиях надземного развития пятнистость у них выражена очень слабо и только на нижней поверхности. Интересно, что во время цветения и плодоношения пятнистость также ослабевает, тогда как во время вегетации она ярко выражена.

*E. punctata* размножается как семенами, так и вегетативно. Однако в условиях оранжереи ботанического сада (по сравнению с другими луковичными растениями) это растение очень плохо размножается вегетативно. Ежегодно образуется не более одной детки. При семенном размножении без искусственного опыления процент завязывания семян не высок—15—20, а при опылении он достигает 80. Обычно в первых цветках опыляется почти каждый цветок, формирующиеся плоды имеют сравнительно большое количество семян, в дальнейшем

в цветках завязывается меньше коробочек, которые содержат небольшое число семян.

Крупные пятнистые листья, очень декоративные в течение всей вегетации, цветочная стрелка с многочисленными цветками, цветение которых длится почти несколько месяцев, вплоть до плодоношения — все это дает основание для внедрения *E. punctata* в цветоводство закрытого грунта, для применения при оформлении интерьеров различного типа.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Баранов М. В. Бот. журн., 61, 12, 1696—1707, 1976.
2. Тахтаджян А. Г. Система магнолиофитов. Л., 1987.
3. Форт Л., Пэй Л., Ван дер. Основы экологии опыления. М., 1982.
4. Dahlgren R. M., Clifford H. T., Yeo J. C. The families of the monocotyledons. Springer-Verlag, Berlin, New-York, Tokyo, 1985.
5. The new garden encyclopedia. New-York, 1943.
6. Урман Pflanzenreich. Bohere pflanzw 2. Urania-Verlag Leipzig, Jena, Berlin, 1973.
7. Willis J. C. A dictionary of the flowering plants and ferns. Univer. press. Cambridge, 1951.

Поступило 17 IV 1989 г.

Биолог. журн. Армении, № 7 (43), 1990

УДК 581.143.577.175.1

### ОБ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ АКТИВНОСТИ АУКСИНОВ И ИНГИБИТОРОВ У РАЗЛИЧНЫХ ПО СКОРОСПЕЛОСТИ СОРТОВ ТОМАТА

М. А. САДУМ

Ереванский государственный университет, кафедра физиологии растений,  
Институт ботаники АН АрмССР, Ереван

*Растение томата *Lycopersicon esculentum* Mill., — ауксины—ингибиторы роста.*

Эндогенные регуляторы, как известно, выполняют важнейшую роль в процессах роста, развития и обменных реакциях растений [1, 6, 7]. Активность и синтез этих соединений претерпевают серьезные изменения в онтогенезе растений. В частности, показано, что при переходе к генеративному развитию количество и активность ауксинов падают, а ингибиторов возрастают [1]. Эта закономерность выявлена, однако, без учета скороспелости растений, которой определяются продолжительность вегетационного периода и сроки созревания урожая. Кроме того, в зависимости от скороспелости недостаточно изучена также гормональная активность в листьях и корнях, коррелятивное взаимодействие которых обуславливает целостность растений [2]. Между тем выявление онтогенетической изменчивости активности регуляторов роста у различных по скороспелости сортов растений способствовало бы разработке методов практического применения их экзогенных аналогов.

**Материал и методика.** Объектом исследований служили ранне- (Гибрид-12, Аракс-322) и среднеспелые (Масиси-202, Нвер) сорта томата (1. уч. года с/х. институт МичН). Растения выращивали в 9-литровых вазонах с садовой почвой (земля, прелый навоз, песок в соотношении 3:1:1). В фазах вегетативного роста, цветения, формирования и созревания плодов в лиофилизированном материале листьев и корней методом Кефели и Турецкой [3] определяли активность ауксинов и ингибиторов

**Результаты и обсуждение.** Полученные данные показывают, что в фазе вегетативного роста между исследуемыми группами растений нет закономерных различий в количестве и активности стимуляторов роста в листьях. Отмечена лишь слабая тенденция к снижению активности ингибиторов у среднеспелых растений при почти равном числе их компонентов (рис. 1). Вероятно, уже с фазы вегетативного роста данное

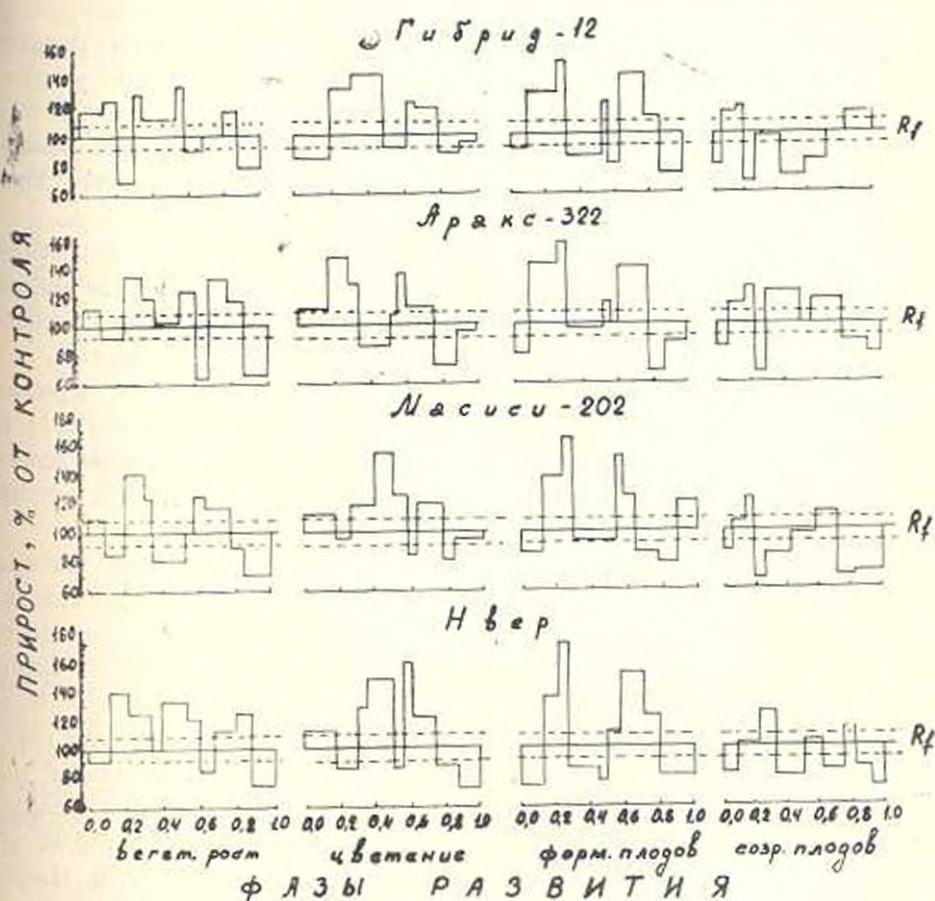


Рис. 1. Онтогенетическая изменчивость активности стимуляторов и ингибиторов роста в листьях различных по скороспелости сортов томата

обстоятельство обуславливает формирование большой надземной вегетативной массы у этих сортов. При переходе к цветению активность стимуляторов в листьях раннеспелых сортов не менялась, а у среднеспелых несколько возрастала. В то же время ингибиторная активность в первых значительно уменьшалась, а у вторых либо уменьшалась (Масис-202), либо не претерпевала существенных изменений (Нвер).

Следовательно, для цветения имеет большое значение количественное отношение стимуляторов к ингибиторам, которое сравнительно выше у раннеспелых сортов. По-видимому, синтез стимуляторов в листьях, например, гиббереллинов, принимающих участие в формировании цветочных кистей томата, у этих сортов протекает более интенсивно. Сказанное подтверждается также данными других авторов [5, 9]. Чайлахян [8] отмечает, что раннее цветение побегов верхнего яруса происходит в результате повышенного содержания гиббереллинов и уменьшения ауксинов.

В фазе формирования плодов и листьев томата активизируются как стимуляторы, так и ингибиторы. Это согласуется с литературными данными, свидетельствующими о том, что образование плодов сопряжено с повышением активности фитогормонов, особенно ауксинов и гиббереллинов [1]. В наших опытах активация стимуляторов больше проявлялась в листьях среднеспелых сортов, а ингибиторов—у раннеспелых. Это объясняется тем, что раннеспелые сорта в связи с быстрым прохождением фазы репродуктивного развития раньше завершают вегетативный рост, в то время как у среднеспелых он еще продолжается.

Совершенно иная картина прослеживается в период созревания плодов. Из данных гистограмм (рис. 1) видно, что и этой фазе число и активность стимуляторов роста резко падают, более сильно у среднеспелых сортов. Активность ингибиторов продолжает возрастать.

Как известно, накопление ингибиторов в созревающих семенах является необходимым условием перехода к состоянию покоя [1]. В этом отношении у раннеспелого сорта Гибрид-12 и среднеспелого Масиси-202, с одной стороны, и у сортов Аракс-322 и Ивер—с другой, проявилась почти одинаковая ингибиторная активность.

Интересные данные получены в отношении корневой системы растений (рис. 2). В фазе вегетативного роста, когда происходит интенсивное формирование надземных и подземных органов, при почти одинаковом количестве компонентов стимуляторов роста, их активность выше в корнях среднеспелых сортов. У последних больше было также количество ингибиторов, однако их активность у этих двух групп растений была одинаковой. Среднеспелые сорта отличались также высоким соотношением стимуляторов и ингибиторов. Даже если условно учесть сумму стимуляции и ингибирования, то у сорта Гибрид-12 эта величина составляет 1,16, Аракс-322—1,50, Масиси-202—1,39, Ивер—1,90. Следовательно, можно допустить, что уже в начале онтогенеза высокая активность стимуляторов в корнях среднеспелых сортов сочетается с низким уровнем ингибиторов и их листьях, способствуя формированию большой надземной и подземной массы.

С наступлением периода цветения активность стимуляторов и ингибиторов возрастает. При этом по темпам повышения активности стимуляторов раннеспелые сорта намного опережали среднеспелые, в то время как в отношении ингибиторов не выявлено четких межсортных различий. Изменения в активности стимуляторов и ингибиторов одновременно приводят к снижению их соотношения, что наблюдалось и

в корнях других растений, получивших оптимальный для цветения фотопериодический режим [4]. Видимо, в этой фазе происходит не только поступление стимуляторов из листьев в корни, но и синтез в их терминальных меристематических клетках [1, 10]. Подобный процесс у среднеспелых сортов протекает более интенсивно в фазе вегетативного роста, а у раннеспелых—цветения.

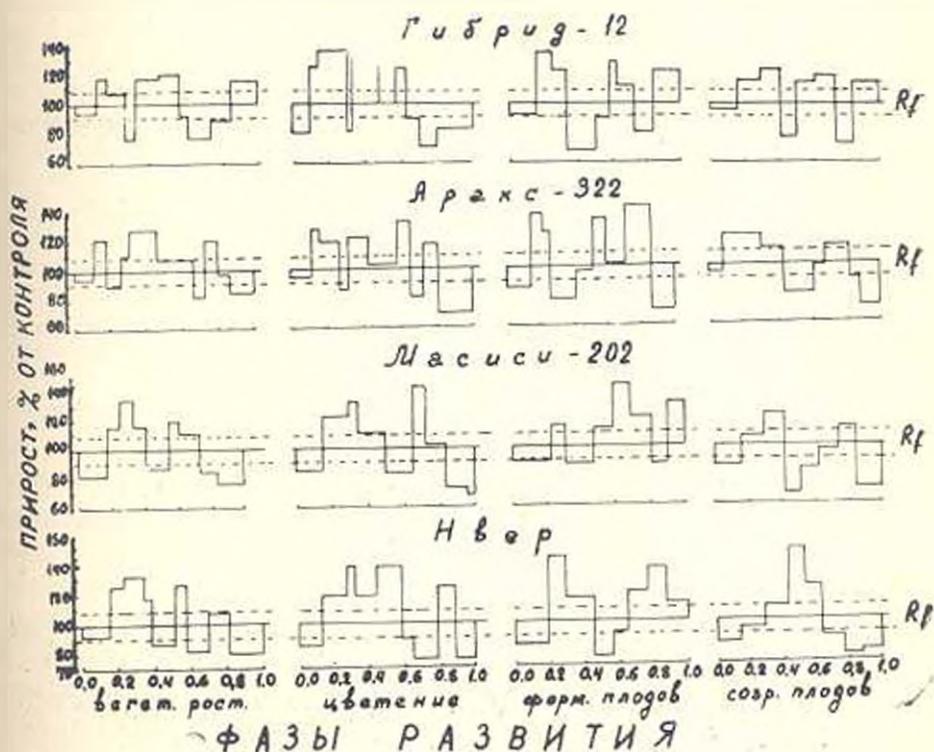


Рис. 2. Онтогенетическая изменчивость активности стимуляторов и ингибиторов роста в корнях различных по скороспелости сортов томата.

Дальнейшее индивидуальное развитие растений не привело к существенным изменениям активности стимуляторов в корнях, а активность ингибиторов сильно снижалась у среднеспелых сортов, вследствие чего отношение стимуляторов к ингибиторам у этих сортов было в 2 (Масиси-202)—1,3 (Нвер) раза выше. Это обстоятельство, вероятно, обуславливает дальнейший рост и формирование большой массы плодов.

В фазе созревания плодов активность стимуляторов в корнях томата падала до одинакового уровня у растений обеих групп. Активность же ингибиторов в корнях раннеспелых сортов незначительно уменьшалась, а среднеспелых—повышалась. В результате этого отношение стимуляторов к ингибиторам в корнях среднеспелых сортов значительно снижалось.

Эти данные свидетельствуют о том, что в период созревания плодов изменения стимуляторно-ингибиторного баланса как в листьях, так и в корнях носят одинаковый характер. Разница обуславливается только скороспелостью растений.

Таким образом, различия в активности стимуляторов и ингибиторов роста в листьях ранне- и среднеспелых сортов томата в основном проявляются в середине вегетации, в период наступления генеративной фазы. В корневой же системе, наоборот, она четко проявляется в период вегетативного роста и созревания плодов.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Дерффлинг К. Гормоны растений. М., 1985.
2. Казарян В. О. Старение внешних растений. М., 1969.
3. Ксфели В. И., Турецкая Р. Х. В кн. Методы определения регуляторов роста и тербицидов. 7, М., 1966.
4. Мовсисян Г. М. Автореф. канд. дисс., Ереван, 1978.
5. Муромцев Г. С., Коренева В. М., Герасимова И. М. В кн.: Рост растений и природные регуляторы. 193, М., 1977.
6. Полевой В. В., Саламатов Т. С. В кн. Рост растений и природные регуляторы. 171, М., 1977.
7. Соколова С. Ф. В сб.: Передвижение ассимиляторов в растениях и проблема сахаронакопления, 233. Фрунзе, 1986.
8. Чайлахян М. Х. Физиол. раст., 22, 12657, 1975.
9. Vukovic M. J., Nakagawa S. Hortic Sci., 3, 172, 1958.
10. Overbeek J. Van Growth Sci. Amer., 219, 75, 1968.
11. Tsao T. H., Zhang H. W., Jiao S. P., Tan Z. Y. Acta bot. Sinic., 3, 443, 1986.

Поступило 19.IV 1989 г.

Биолог. журн. Армении, № 7 (43), 1990

УДК 578.863.1:578.864.1:575.16+631.524.84

## ВЛИЯНИЕ ВИРУСНЫХ БОЛЕЗНЕЙ НА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ КАРТОФЕЛЯ

А. Б. АВАКЯН, А. Д. САЛКЯН

Армянский научно-исследовательский институт земледелия, г. Эчмиадзин

*Растение картофеля—вирусные болезни—онтогенетическое развитие—морфологическое строение—продуктивность.*

При репродуцировании картофеля количество инфицированных вирусами растений прогрессивно увеличивается, что сопровождается также резким уменьшением урожая. Симптомы мозанки и некрозов на листьях растений связаны с индуцируемым вирусом нарушением процессов метаболизма и структурной организации хлоропластов. В отдельных исследованиях отмечается также ускоренное развитие инфицированных растений на начальных этапах онтогенеза [1] и в то же время их раннее отмирание в конечный период вегетации [3, 10]. В настоящей работе показано влияние наиболее распространенных и вредоносных вирусов мозаночной группы на онтогенетическое развитие и морфологические показатели растений картофеля, рассмотрена также возможная связь между их изменением и уменьшением урожая посевов.

**Материал и методика.** Объектом исследования служили растения картофеля сортов Домодедовский и Белорусский ранний, выращиваемые в условиях сухого жаркого климата Араратской равнины (посадка соответственно 30 марта и 10 июля) и умеренного климата Севанского бассейна (посадка 5 мая). Растения сорта Домодедовский выращивали в 4 повторностях на делянках величиной 56 м<sup>2</sup> (по схеме 70×30 см). Определение их биометрических показателей проводили стандартным выборочным методом, а учет урожая—путем додекагонного взвешивания продукции. В каждом варианте с сортом Белорусский ранний измерение биометрических показателей выполняли на 180 растениях, а учет урожая—путем взвешивания их продукции. Площадь ассимиляционной поверхности растений определяли на фотопланиметре ААМ-5 (Япония). Серологические анализы на вирусносительство выполняли стандартным серологическим методом с использованием сывороток, получаемых из НИИ картофельного хозяйства РСФСР. Общая степень поражения вирусами (Х, S и М) инкогнифицированных контрольных вариантов посадок сорта Домодедовский в условиях Араратской равнины составляла 5%, а в условиях Севанского бассейна—2%. Высокоинфицированные опытные варианты этого сорта имели общую степень поражения соответственно по зонам 34 и 18%. Контрольные растения сорта Белорусский ранний были поражены вирусами на 30%, а опытные—на 52%.

**Результаты и обсуждение.** В условиях Араратской равнины растения опытного варианта сорта Домодедовский на начальном этапе вегетации характеризовались ускоренными темпами развития и вступали в фазу полных выходов на 3 дня, а в фазы полной бутонизации и цветения на 4 дня раньше, чем контрольные растения. Регистрацию различий в сроках достижения полной фазы отмирания между этими вариантами не проводили, так как в условиях Араратской равнины сбор первого урожая картофеля проводится рано. Продуктивность же растений контрольного варианта в расчете на куст составляла 887 г, а опытного—только 615 г. Следует особо отметить, что между вариантами не было обнаружено достоверной разницы в общем количестве взошедших растений. Последнее свидетельствует о том, что снижение продуктивности растений опытного варианта в основном было обусловлено влиянием вирусных болезней.

В условиях же Севанского бассейна у опытных растений сорта Домодедовский наступление полных фенологических фаз, в том числе и фазы отмирания, наблюдали в среднем на 2—3 дня раньше, чем у контрольных растений. Продуктивность растений контрольного варианта также была выше, чем у опытных растений (соответственно 510 и 405 г в расчете на куст). Степень различий между показателями контрольных и опытных вариантов при выращивании в различных климатических зонах, очевидно, обусловлена известным влиянием экологических условий как на развитие растений, так и на степень воздействия вирусной инфекции [1].

Опытные растения сорта Домодедовский в фазе цветения имели меньший вес ботвы, чем растения контрольного варианта (в условиях Араратской равнины на 26, а в условиях Севанского бассейна на 12,3%). Для объяснения этой закономерности было проведено определение количества основных стеблей. Оказалось, что у опытных растений оно было достоверно меньше (в условиях Араратской равнины количество стеблей в расчете на куст и опытном посеве составляло 5,1, в контрольном—6,7, а в условиях Севанского бассейна—соответственно 5,5 и 5,8

шт.) Кроме того, растения опытных вариантов были ниже и условиях Араратской равнины на 14,8, а в условиях Сенанского бассейна — на 3,5% и имели меньшую по сравнению с соответствующими растениями и контроле площадь ассимиляционной поверхности (на 18—23%). Опытные растения же сорта Белорусский ранний летней посадки, выращиваемые в условиях Араратской равнины, также характеризовались более низкими значениями количества основных стеблей, высоты и продуктивности, чем растения менее инфицированного контрольного варианта (соответственно на 25,2, 6,7 и 26,6%).

На основании полученных результатов можно заключить, что отмеченное как в наших исследованиях, так и в других работах [4—6] уменьшение количества основных стеблей у инфицированных вирусами растений может являться одной из причин уменьшения площади их ассимиляционной поверхности. Кроме того, оно может оказывать неблагоприятное влияние на продуктивность пораженных растений, так как известно, что в пределах сорта урожайность кустов картофеля уменьшается с убыванием числа этих стеблей [8]. Уменьшение же числа стеблей в расчете на куст у растений опытных вариантов может быть связано с ускоренным прорастанием инфицированных растений. Действительно, отмечено, что при быстром прорастании клубней количество ростков уменьшается [8]. У инфицированных растений ускоренное прорастание клубней может быть связано с обнаруженным как нами, так и другими исследователями [3, 10] ранним отмиранием кустов. Очевидно, что в этом случае клубни пораженных растений после сбора урожая должны быть физиологически более зрелыми, чем клубни неинфицированных растений. В то же время известно, что в пределах сорта более зрелые клубни имеют меньший послеуборочный период покоя [2], и возможно, что в очередной репродукции растения, выращиваемые от пораженных клубней, будут отличаться ускоренным развитием. Для проверки этого предположения мы изучали интенсивность развития столонов посадочного материала сорта Домодедовский при его длительном хранении в темноте в факторостатных условиях. Было обнаружено, что весной темпы развития столонов опытного варианта в 1,5—2,0 раза выше по сравнению с контролем. Последнее, очевидно, свидетельствует о том, что клубни инфицированных растений действительно имеют меньший послеуборочный период покоя.

В наших опытах, как и в других экспериментах [4—6], показано, что с увеличением степени поражения посевов вирусными болезнями уменьшается высота растений. Это, по-видимому, также связано с ускоренным развитием инфицированных растений, так как известно, что у ранних всходов в конечном итоге уменьшается высота кустов [2, 9]. Можно также заключить, что в опытных посевах процессы клубнеобразования должны начинаться раньше, чем в контрольных вариантах. Действительно, известно, что в пределах сорта у растений, имеющих менее развитую ботву, процессы клубнеобразования ускоряются [7]. В то же время показано, что в пределах сорта при уменьшении высоты и ускорении процесса клубнеобразования растений наблюдается снижение урожая [7].

Таким образом, полученные результаты позволяют заключить, что при репродуцировании картофеля в различных экологических зонах независимо от сроков посадки неблагоприятное влияние вирусных болезней на продуктивность посевов может быть связано также с воздействием инфекции на темпы онтогенетического развития и морфологическое строение растений.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Амбросян А. Л. Вирусные болезни картофеля и меры борьбы с ними. Минск, 1975.
2. Бартон Э. Г. В кн.: Рост и развитие картофеля. М., 31—59, 1966.
3. Белова О. Д. Болезни и вредители картофеля. М., 1962.
4. Гацтов Ю. З. Тр. НИИ картофельного хозяйства РСФСР, 8, 261—265, 1971.
5. Ершови В. В. Тр. НИИ картофельного хозяйства РСФСР, 21, 24—29, 1975.
6. Кулах Е. И., Юхневич М. Н. Тр. НИИ картофелеводства и плодводства БССР, 4, 53—56, 1979.
7. Милотори Ф. Л. В кн.: Рост и развитие картофеля. 13—30, М., 1966.
8. Туси Р. Д. В кн.: Рост и развитие картофеля. 31—59, М., 1966.
9. Фишних О., Круг Г. В кн.: Рост и развитие картофеля. 98—106, М., 1966.
10. Чмулев В. М. Физиол. раст., 21, 5, 1074—1076, 1974.

Поступило 26.XII 1989 г.

Биол. журн. Армении, № 7.(43).1990

УДК 582.232:576.899

### ОПТИМИЗАЦИЯ УСЛОВИЙ ВЫРАЩИВАНИЯ МИКРОВОДОРОСЛИ СПИРУЛИНА

РАЗИК И. ХАДЛАД, Г. М. КАРАГЕЗЯН, Э. К. АФРИКЯН

Институт микробиологии АН АрмССР, г. Абовян

*Микроводоросли спирулина—одноклеточный белок.*

В связи с перспективами использования синезеленых микроводорослей, в частности рода спирулина, для получения белково-витаминных продуктов вопросы интенсификации и удешевления их выращивания представляют большой практический интерес [1, 2, 3, 6, 7]. Спирулина имеет много преимуществ [4, 5]. Характеризуясь высоким содержанием бета-каротина, витаминов и других биологически активных веществ, эта микроводоросль отличается также повышенным уровнем (в пределах 60%) усвояемого белка и, наоборот, низким содержанием нуклеиновых кислот (4—5%). Спирулина выбрана как сырье для организации крупнотоннажного производства белково-витаминных продуктов. Биомасса этой микроводоросли многие годы в ряде стран используется в пищу без каких-либо вредных воздействий. В связи со сравнительно высокой стоимостью выработки белково-витаминных продуктов исключительную важность приобретает разработка эффективных и простых методов выращивания указанной микроводоросли, в частности, в закрытом грунте. В настоящей работе представлены в основном результаты изучения аспектов технологического характера.

Накопление биомассы *S. laxita* в закрытой системе

Показатели	Время культивирования, сутки															
	5	7	9	11	13	14	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Среда Заррука																
Биомасса, г/л	1.47	1.77	2.11	2.31	2.76	3.12	3.13	3.04	3.01	3.14	3.11	3.11	3.08	3.16	3.09	3.15
Съем биомассы, г/л сутки	—	—	—	—	—	—	0.38	0.40	0.37	0.41	0.40	0.40	0.41	0.40	0.42	0.41
Среда Заррука с бикарбонатом натрия, 6,0 г/л																
Биомасса, г/л	0.78	2.10	2.43	2.51	2.61	2.63	2.71	2.68	2.61	2.62	2.69	2.70	2.67	2.63	2.61	2.60
Съем биомассы, г/л сутки	—	—	—	—	—	—	0.27	0.27	0.26	0.26	0.26	0.27	0.26	0.26	0.27	0.27
Артезианская вода с $\text{NaHCO}_3$ — 4,0; $\text{NaNO}_3$ 1,8 г/л																
Биомасса, г/л	0.87	1.14	1.43	1.82	2.31	2.71	2.98	2.84	2.78	2.81	2.82	2.77	2.75	2.79	2.83	2.72
Съем биомассы, г/л сутки	—	—	—	—	—	—	0.30	0.28	0.28	0.28	0.28	0.27	0.27	0.27	0.23	0.27

**Материал и методика.** Объектом исследований служила культура *Spirulina maxima*, полученная от проф. О. Чифери из Италии и используемая в пищу населением государства Чад. Опыты проводили в замкнутой стеклотрубной пилотной установке, вмещающей 120 л культуральной жидкости, циркулируемой в системе с помощью насоса. Условия выращивания: 30—32°, освещение 3—4 тыс. люкс в круглосуточном режиме, pH в пределах 9,5—10,5. Интенсивность роста определяли по выходу биомассы в сухом веществе.

В процессе работ были испытаны различные среды и условия культивирования, причем путем систематического съема кж и долива свежей среды достигалось выращивание микроводоросли в непрерывных условиях. Среда Заррука имела следующий состав (г/л):  $\text{NaHCO}_3$ —16,8,  $\text{K}_2\text{PO}_4$ —0,5,  $\text{NaNO}_3$ —2,5,  $\text{NaCl}$ —1,0,  $\text{Mg}^{2+}(\text{O})$ —7,10—0,2,  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ —0,01,  $\text{K}_2\text{SO}_4$ —1,0,  $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ —0,01, смесью микроэлементов.

**Результаты и обсуждение.** Удаление кж и долив равного ей количества проводили по достижении максимального накопления биомассы. Обычно это отмечалось спустя 2 недели. Что касается объема удаляемой и добавляемой кж, то наиболее оптимальным оказались съем и возобновление 10% питательного раствора. Таким образом, оптимальный режим заключается в ежедневном удалении и восполнении 10% кж после достижения максимального накопления биомассы.

Данные, представленные в таблице, показывают, что на испытанных средах максимум биомассы находится в пределах 2,6—3,1 г/л, обычно на 15 сутки. Ежесуточный съем и долив 10% кж практически не отражается на концентрации биомассы. Можно полагать, что при более интенсивной технологии на богатых средах ежедневный съем кж можно увеличить до 20—30%.

На основании наших исследований можно заключить, что артезианские воды, главным образом с неглубоких слоев и щелочного характера, с добавлением минерального азота вполне пригодны для культивирования Спирулины с высоким выходом. Это создает довольно большие возможности для использования Спирулины в условиях Араатской равнины.

В процессе культивирования Спирулины изучали сопутствующую ей микрофлору. Установлено, что на начальных стадиях преобладает олигонитрофильная микрофлора, и дальнейшем нарастают гетеротрофные бактерии. Грибы, дрожжи обнаруживаются редко и в незначительном количестве, обильного развития бактерий кишечной палочки не отмечается.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Альбицкая О. Н., Зийцева Г. И., Пахомова М. В., Горенкова О. И., Силакова Г. С., Ермохина Т. М. Микробиология, 43, 4, 649, 1974
2. Владимирова М. Г., Семеновко В. Е. Интенсивная культура микроводорослей М., 1962.
3. Музафаров А. М., Таубаса Т. Т. Культивирование и применение микроводорослей Ташкент, 1984.

## ВИДОВОЙ СОСТАВ МИКРОМИЦЕТОВ ЗЕЛЕННЫХ НАСАЖДЕНИЯ ЕРЕВАНА И ДРУГИХ НАСЕЛЕННЫХ ПУНКТОВ АРАРАТСКОЙ РАВНИНЫ

А. Х. БАРСЕГЯН

Институт ботаники АН АрмССР, г. Ереван

В результате обобщения результатов наблюдений, материалов личных сборов и гербария Института ботаники АН АрмССР, а также литературных данных было выявлено 294 вида грибов, относящихся к 80 родам, 16 порядкам, 25 семействам, 5 подотделам. Впервые для Армении приводятся 38 видов; 20 новых видов отмечено для Араратской равнины.

Подотделы *Mastigomycotina* и *Zygomycotina* представлены 1—2 видами.

Среди грибов подотдела *Ascomycotina* обнаружен 41 вид, основная часть которых входит в состав порядка *Erysiphales*.

Все 16 видов микромицетов из подотдела *Basidiomycotina* входят в состав порядка *Uredinales*, причем видовой состав грибов из насаждений других населенных пунктов по сравнению с Ереваном менее разнообразен и малочислен.

Ведущую роль в исследованной микобиоте занимает подотдел *Deuteromycotina* (234 вида), основными порядками которого являются *Sphaeropsidales* (170), *Hyphomycetales* (37), *Melanconiales* (22).

Большинство видов гифальных являются темнокрашенными, что мы связываем с засушливым климатом данного района. Наиболее распространенный гриб среди гифальных во всех районах—*Graphium ulmi*.

В ксерофильных условиях Араратской равнины меланкониевые грибы (мезофилы) малочисленны и отмечены главным образом на породах, выращиваемых в условиях искусственного орошения, в то время как преобладающее распространение имеют сферопсидальные, с защищенным в ювкнидах конидиальным аппаратом. По числу видов в данном порядке на первом месте стоит род *Copiothyrium* (43 вида), за ним следуют роды *Phoma* (26), *Cylospora* (18), *Samarasporium*, *Phyllosticta* (17) и др.

Среди микромицетов Араратской равнины встречаются все типы трофических связей. Чаще встречаются лигнотрофные (188 видов) и филлотрофные (119) грибы.

Растениями-хозяевами микромицетов являются 132 вида деревьев и кустарников из 33 семейств, из которых 48 пород оказались новыми для 46 видов ранее известных грибов. Наиболее поражаемыми являются представители семейств Rosaceae, Salicaceae, Moraceae, Aceraceae, Oleaceae, Ulmaceae, Fabaceae. Большое число видов грибов отмечено на *Morus alba*, *Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia*, *Juglans regia*, *Vitis vinifera*, *Elaeagnus angustifolia* и т. д.

Наибольший вред насаждениям наносят голландская болезнь ильмовых, цитоспороз тополей и платанов, бурая пятнистость листьев грецкого ореха (марсония), мучнистая роса роз, яблонь, мильдью винограда.

Исц. библнотр. 7 назв.

Полный текст статьи деп. в ВИНИТИ

АННА СЕМЕНОВНА ШХИЯИ  
(1905--1990)



Советская ботаника понесла тяжелую утрату. Накануне своего восьмидесятилетия ушла из жизни Анна Семеновна Шхияи, тонкий систематик, исследователь флоры Кавказа.

А. С. Шхияи родилась 9 июля 1905 года в г. Тбилиси в семье педагога. Увлечение естествознанием привело ее на сельскохозяйственный факультет Тифлисского государственного политехнического института, который позднее был реорганизован в Тбилисский государственный университет. В 1929 году Анна Шхияи, выпускница университета, переехала в Армению. Ей была поручена работа по облесению курорта Арзни. Но А. С. Шхияи больше привлекала научно-исследовательская деятельность, и в 1933 году она перешла на работу в биологический сектор Закавказского филиала АН СССР в Тбилиси, который позже, в 1934 году, вошел в состав вновь образованного Ботанического института. Именно здесь проходило ее научное сотрудничество, позже в качестве

столова, как ученого-ботаника—флористического и геоботанические экспедиции по всему Кавказу, обработки систематически сложных родов и семейств, защита диссертаций. Очень много сделано ею для регулирования хозяйственной деятельности человека в закавказском регионе—пастбищная организация ряда районов АЗССР, геоботаническое обследование лесов Нижней Карталии, составление карт и оверка растительности этого района, обследование лесных плодовых лесов Восточной Грузии. Результаты этой работы нашли отражение в сборнике «Полезные растения».

Но особое значение в научной деятельности А. С. Шхияи имели систематические исследования, которые послужили основой обеих диссертаций. Кандидатская диссертация, защищенная в 1944 г., была посвящена систематике и географии кавказских представителей рода *Muscari* и до сих пор не потеряла своего значения. Данные этой работы вошли в издания различных «флор» Кавказа, в частности, во «Флору Грузии». Докторская диссертация Шхияи А. С.—это результаты систематического исследования семейства ворсянковых на Кавказе, она была защищена в 1974 году и также нашла отражение во всех изданиях, посвященных флоре Кавказа.

Живя долгие годы в Грузии, А. С. Шхияи никогда не прерывала связи со своей родиной. Она читала курсы лекций на армянском языке по систематике и общей ботанике на армянском отделении естественно-географического факультета Педагогического института им. А. С. Пушкина в Тбилиси, была активным автором «Флоры Армении». Но особенно много она сделала после переезда в Ереван в 1975 году и поступления на работу в отдел систематики и географии Ин-та ботаники АН АрмССР. Сначала в должности старшего

консультанта она работала здесь вплоть до осени 1989 г. Участвовала в издании «Флоры Армении», обработала ряд сложнейших родов, определяла гербарий, очень активно готовилась к изданию будущей «Флоры Кавказа».

Количество ее научных трудов приближается к 50, но за этой цифрой—огромный, кропотливый труд систематика, специфика которого требует концентрации, глубины исследований, бесконечных экспедиций и постоянной работы с гербарием.

Нельзя не сказать о человеческих качествах А. С. Шхиян. Анна Семеновна относилась к числу тех людей, к которым легко обращаться за советом, помощью, консультациями. Открытость, желание помочь, поддержать были для нее естественными. Это сочеталось в ней с высоким интеллектом и разносторонностью интересов.

Память об Анне Семеновне Шхиян останется не только в сердцах коллег, работавших рядом, но и всех, кто знал ее.

Огднезова Г. Г.