

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. О. Казарян и Б. М. Абрамян

О ярусном изменении водопроводящей системы у древесных растений

(Представлено Г. Х. Буниатяном 1. I. 1956)

Одним из мощных факторов внешней среды, непрерывно вызывающим морфо-физиологические изменения у растений, является условие водного режима. Как показывают наблюдения, растения, в онтогенезе даже в условиях непрерывного и обильного водоснабжения формируют метамерные органы и части, резко отличающиеся по их ксероморфной структуре. При этом причины постепенного усиления ксероморфности вновь формирующихся метамерных органов в основном связаны с тем, что последние, находясь на значительно большем расстоянии от источника воды, испытывают также больший недостаток влажности. Впервые это положение экспериментально иллюстрировано В. Р. Заленским^(1, 2) у ряда травянистых растений. В дальнейшем это положение нашло подтверждение и в отношении физиологических особенностей разноярусных листьев⁽³⁻⁶⁾.

Во всех этих работах основное внимание было уделено физиолого-морфологическим изменениям листьев различных ярусов, хотя в водном режиме растений не меньшую роль играет водопроводящая система листовых черенков⁽⁷⁾, ветвей и побегов. С этой точки зрения энергичное поднятие воды к верхним ярусам и ее интенсивный расход растением нельзя рассматривать лишь как следствие структурных изменений и функциональной деятельности листьев, не приписывая при этом столь же активной роли проводящей системе. Теоретически было бы правильно допустить, что наряду со структурными изменениями листьев различных ярусов должна коррелятивно измениться и проводящая система не только качественно, но и количественно. Исходя из этого положения нами были проведены некоторые исследования по подсчету числа сосудов в одновозрастных побегах различных ярусов ивы (*Salix alba* v. *pendula*) и тополя (*Populus alba*).

При исследованиях с ивой брались однолетние побеги и 2-летние ветки с возрастно старого дерева. На срезах для микроскопического наблюдения подсчитывались число и диаметр сосудов как

однолетних побегов, так и годичных колец древесины двулетней ветки. Полученные данные сведены в табл. 1.

Таблица 1

Изменение числа и диаметра сосудов в однолетних побегах и двух периферийных кольцах двулетних ветвей ивы*

Ярусное расположение побегов	Высота побега на растении в м	Однолетний побег		Двулетний побег			
		число сосудов на 1 мм ²	диам. сосудов в м	одногодичных колец		двухгодичных колец	
				число сосудов на 1 мм ²	диам. сосудов в м	число сосудов на 1 мм ²	диам. сосудов в м
Нижний	2	467	22	295	37	285	40
Верхний	6	516	19	525	28,8	444	31

Как показывают эти данные, значительное увеличение числа сосудов наблюдается у побегов верхнего яруса так же и у двулетних побегов. В отношении же числа сосудов в одно, двулетних кольцах древесины наблюдается обратная картина, т. е. уменьшается число сосудов от сердцевины к периферии, что связано с увеличением общего числа рабочих сосудов, нормально обеспечивающих приток воды ко всем листьям. Измерение величины диаметра сосудов показало обратную картину.

В следующей таблице (табл. 2) приводятся данные об изменении числа последнего годичного слоя древесины у тополя, взятой из различных ярусов. Получив такие данные, мы задались целью показать, что число сосудов в последнем кольце древесины должно прогрессивно увеличиваться от нижних ярусов к верхним, как это наблюдается у однолетних побегов, хотя Гортиг (цитируем по Иванову) утверждает, что число сосудов в одном и том же годичном слое на различных высотах не изменяется⁽⁸⁾. По данным же А. А. Яценко-Хмелевского⁽⁸⁾, общее увеличение числа сосудов на единицу площади наблюдается не только по направлению радиуса ствола, но и по направлению снизу вверх. Однако автором не было произведено специальных подсчетов числа сосудов в одном и том же годичном кольце на различной его высоте, и поэтому он предполагает, что полученные им данные касаются или одного и того же кольца, или же только колец с одинаковой шириной.

Таблица 2

Изменение числа сосудов в последнем годичном кольце древесины по ярусам у тополя

Ярусное расположение взятой пробы	Высота расположения взятой пробы в м	Число сосудов на 1 мм ²	Диам. сосудов в м	Толщина стенок сосудов в м	Ширина годичн. слоя в мм
Нижний	1	131	62	4	2,8
Средний	10	252	50	4	1
Верхний	20	339	41	4,4	0,6

* Приведенные во всех таблицах данные являются средними из 10 измерений.

Аналогично данным предыдущей таблицы, здесь (табл. 2) мы опять наблюдаем увеличение числа сосудов и уменьшение их диаметра в последнем годичном кольце тополя от нижних ярусов к верхним. Это обстоятельство лишь можно рассматривать как приспособительную реакцию растения к наилучшему поднятию воды к верхушечным ксероморфным листьям, показывающим сравнительно интенсивную транспирацию.

В дальнейших наблюдениях мы попытались выяснить характер изменения числа сосудов при вегетативном размножении черенков ивы, взятых с различных ярусов. При этом мы полагали, что с укоренением черенков и формированием новых побегов число сосудов в них должно уменьшаться, так как обеспечение и поднятие воды для таких сравнительно мелких по размеру растений не должно являться уже трудной задачей.

С этой целью нами были взяты черенки двулетних побегов как из верхних, так и нижних ярусов растений, которые укоренялись в грунте для получения молодых растений. В конце второго года из этих растений были взяты срезы из однолетних и двулетних побегов. Подсчитав число и диаметр сосудов во взятых срезах, мы получили следующие данные (табл. 3):

Таблица 3

Изменение числа и диаметра сосудов в однолетних побегах и 1—2-годичных кольцах двулетних веток

Ярусное расположение укорен. черенков	Высота взятого черенка на мат. растен. в м	Однолетний побег		Двулетний побег			
		число сосудов на 1 мм ²	диам. сосуд. в м	однолетнее кольцо		двулетнее кольцо	
				число сосудов на 1 мм ²	диам. сосуд. в м	число сосудов на 1 мм ²	диам. сосуд. в м
Нижний . . .	2	320	44	297	28	290	36
Верхний . . .	7	435	32	331	33	276	38

Приведенные в табл. 3 данные показывают, что при размножении растений черенками число сосудов во вновь формирующихся побегах сильно сокращается и параллельно с этим увеличивается диаметр каждого сосуда. При этом наглядно видно, что число сосудов в молодых побегах укорененных черенков, взятых от ветвей верхушечных ярусов, сокращается гораздо больше, чем у побегов, образовавшихся на укорененных черенках, взятых с нижних ярусов. Так, например, если от числа сосудов (табл. 1) однолетних побегов, находящихся на материнском растении, снять число сосудов аналогичных побегов укорененных черенков, то получается для побегов верхних ярусов 181 сосуд, а для побегов нижних ярусов — 147.

Сокращение числа сосудов наблюдается также в 1 и 2-годичных периферийных кольцах у побегов укорененных черенков, что является

результатом значительного улучшения водного режима этих небольших по размеру растений.

Аналогичные изменения в структуре однолетних побегов и листовых черешков можно вызывать при создании влажных условий воздуха, приводящих к понижению интенсивности транспирации. С этой целью нами были изготовлены небольшие по размеру матерчатые светонепроницаемые камеры из металлического каркаса, обтянутого тонкой белой материей. Весной 1955 г., в период энергичного роста растений, в этих камерах помещались небольшие ветки, расположенные на верхних ярусах больших деревьев тополя и вяза (*Ulmus leavis*). Затем каркасы камеры закреплялись на толстых ветвях, и в них помещались по 2 стакана с водой для создания сравнительно влажной атмосферы. В двух остальных камерах находились лишь ветки. После этого нижние отверстия камеры закрывались и оставлялись в таком положении до прекращения верхушечного роста побегов. На каждом подопытном дереве брались по 4 одноярусных ветки, две из них находились во влажной, а остальные две — в сухой камере. Спустя 2,5 месяца, с дерева удалялись подопытные ветки и срезывались верхушки однолетних побегов, а также ряд верхушечных листьев. Как из стеблей, так и листовых черешков брались срезы и производились подсчеты числа сосудов и диаметра их (табл. 4).

Таблица 4

Изменение числа и диаметра сосудов в однолетних побегах и черешках листьев вяза и тополя, в зависимости от влажности окружающего воздуха

Название растений	Условия камеры, где находились ветки	Однолетний побег			Листовой черешок		
		число сосудов на 1 мм ²	диам. сосудов в м	толщина стенок сосуда в м	число сосудов на 1 мм ²	диам. сосудов в м	толщ. стенок сосуда в м
Вяз	влажный	479	26,9	3,9	49,6	22,6	3,3
	сухой	715	23,3	3,9	59,6	20,9	3,6
Тополь	влажный	333	22,9	3,3	290	18,9	3,3
	сухой	552	20,3	3,3	429	19,3	3,9

Приведенные в табл. 4 данные показывают, что как побеги, так и листовые черешки, формирующиеся в условиях сравнительно влажной камеры, обладают более мезофильной структурой по сравнению с теми побегами, которые находились в сухой камере. В данном случае эти структурные изменения являются следствием более пониженной транспирации листьев, находящихся во влажной камере. Влажность атмосферы фактически являлась компенсирующим фактором тех крайних для водоснабжения условий, которые характерны для побегов и ветвей верхних ярусов. В силу этого изменилась водопроводящая система как побегов, так и листовых черешков.

На основании полученных экспериментальных данных в пер-

вую очередь нужно констатировать, что по закону Заленского структурным изменениям подвергаются не только листья разных ярусов, но и водопроводящая система побегов и листовых черешков в зависимости от ярусного расположения последних. При этом, как общая тенденция, у побегов верхних ярусов наблюдается, с одной стороны, увеличение числа сосудов, с другой — уменьшение их диаметра, что является приспособлением для энергичного и непрерывного поднятия воды к листьям, расположенным на более дальнем расстоянии от источника воды. Такая тенденция уже не наблюдается в отношении сосудов, одноярусных годовичных колец, начиная от сердцевины до периферии. Это объясняется тем, что в побегах или стволах рабочими сосудами является ряд последних древесных колец, которые совместно обеспечивают поднятие воды к листьям. При размножении черенками в первые годы наблюдается уменьшение числа сосудов и увеличение их диаметра во вновь образовавшихся побегах, что наблюдается и у деревьев семенного происхождения. Аналогичное изменение в структуре наблюдается у тех побегов или листовых черешков, которые формируются в более влажных условиях атмосферы.

Ботанический институт Академии наук
Армянской ССР

Վ. Ն. ՂԱԶՍՐՅԱՆ ԵՎ Բ. Մ. ԱՐՐԱՀԱԿՅԱՆ

Ծառերի մոտ ջրատար անոթների յարուսակաճ փոփոխության մասին

Բույսերի մոտ մորֆո-ֆիզիոլոգիական փոփոխությունների առաջացման հիմնական պատճառներից մեկը նրանց ջրային ուժի պայմաններն է: Դիտողությունները ցույց են տալիս, որ նույնիսկ առատ և անընդհատ ջրամատակարարման դեպքում ծառային ձևերի մոտ առաջանում են մետամեր օրգաններ տարբեր քսերոմորֆ ստրուկտուրայով: Դրա հիմնական պատճառներից մեկը այն է, թե տվյալ օրգանը ջրի աղբյուրից ինչ հեռավորության վրա է գտնվում: Այդ օրինաչափությունը, ինչպես հայտնի է, առաջին անգամ ուսումնասիրվել է Ջալենսկու՝ այնուհետև մի շարք այլ դիտողականների կողմից: Սակայն այդ հեղինակները հիմնական ուշադրությունը դարձրել են տերևների մորֆո-ֆիզիոլոգիական փոփոխությունների վրա, չնայած այն հանգամանքին, որ բույսերի մեջ ջրի բարձրացման գործում, բացի տերևներից, կարևոր դեր են խաղում և բնափայտի ջրատար անոթները, որոնք նույնպես պետք է փոփոխվեն, կապված նրանց յարուսակաճության հետ:

Մեր կողմից կատարված մի շարք դիտողությունների հիմնական նպատակն է եղել պարզելու ջրատար անոթների բանակի, մեծության և նրանց պատերի հաստության տարբեր յարուսաների միամյա ճյուղերում, ինչպես և միևնույն յարուսաների ճյուղերի մեջ, որոնցից մեկը արմատակալվել է, իսկ մյուսը թողնվել է մայրական բույսի վրա: Ստացված ավյալները, որոնք բերված են հողվածում գեոկոլոգիական աղբյուրներում, ցույց են տալիս, որ տերևների նման ստրուկտուրայով տարբերություններ են ցույց տալիս և տարբեր յարուսաների միևնույն հասակի ճյուղերը: Ըստ որում, որպես ընդհանուր կանոն, վերին յարուստի ճյուղերի մոտ նկատվում է մի կողմից ջրատար անոթների բանակի ավելացում, մյուս կողմից — նրանց տրամագծերի փոքրացում, որը պետք է դիտել որպես հարմարանք գազաթնային տերևներին ջրի արագ մատակարարման գործում:

Վեգետատիվ բազմադաման դեպքում (ճյուղերի արմատակալման ժամանակ) տվյալ բույսի նոր առաջացող ճյուղերի մոտ նկատվում է ջրատար անոթների քանակի նվազում և նրանց տրամադծի մեծացում մայրական բույսի ցողունի անոթների համեմատությամբ, որը կապված է բույսի ընդհանուր մեծության և հետևաբար ջրամատակարարման պրոցեսի հեշտացման հետ: Նույնպիսի ստրուկտուրայի փոփոխություններ են նկատվում նաև այն դեպքում, երբ տվյալ աճող ճյուղը տեղափոխում ենք համեմատաբար խոնավ մթնոլորտում, որի ժամանակ զգալի չափով նվազում է տրանսպիրացիան:

ЛИТЕРАТУРА — ԿՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

¹ В. Р. Заленский, Изв. Киевск. политехн. ин-та, 4, 1, 1904. ² В. Р. Заленский, Изв. Саратов. ун-та, 1, 4, 1923. ³ С. Д. Львов и Л. Н. Березниговская, Эксп. бот., 7, 1, 1934. ⁴ Н. А. Максимов, Л. Г. Бадриева и В. А. Симонова, Тр. Тифл. Бот. сада, 19, 1917. ⁵ Н. А. Максимов, Физиологические основы засухоустойчивости растений, 1926. ⁶ А. И. Смирнов, Тр. Гос. ин-та табаководения, 46, 1928. ⁷ В. Г. Александров, О. Г. Александров и А. С. Тимофеев, Природа и с.-х. засушл. обл. СССР, № 1, 2, 1927. ⁸ Л. А. Иванов, Анатомия растений, 1939. ⁹ А. А. Яценко-Хмелевский, Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 5, 1948.