

УДК 68)

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Член-корреспондент АН Армянской ССР В. О. Казарян,

Ж. Г. Тарасова, П. А. Хуршудян, А. К. Шагинян

О зависимости энергии роста и продолжительности функционирования
 хвои сосны от мощности корней и микоризообразования

(Представлено 4/1 1970)

Многолетние наблюдения, проведенные над поведением культур сосны кавказской, произрастающей на песчаных почвогрунтах высокогорного озера Севан, показывают, что существует определенная зависимость между энергией роста растений и их охвоенностью. Интенсивным ростом отличаются те экземпляры, на которых функционирует хвоя до 4-летнего возраста, тогда как деревья, несущие лишь однолетнюю хвою, показывают весьма слабый рост. Наличие такой зависимости не вызывает сомнения, имея в виду, что энергия роста определяется общей фотосинтетической поверхностью и продуктивностью, которые, в свою очередь, зависят от мощности и функциональной активности корневой системы (1). Искусственное сокращение массы корней или ухудшение условий корнеобитаемой среды приводит к энергичному уменьшению как общей поверхности листьев, так и жизнедеятельности последних, тогда как увеличение массы всасывающих корней способствует усилению роста, нарастанию числа листьев и повышению их фотосинтетической продуктивности (2-4). На физиологическую активность листьев оказывают существенное влияние и факторы корнеобитаемой среды: минеральное питание, аэрация и др. (5). В этой связи примечательно то обстоятельство, что среди многолетней культуры сосны с большой охвоенностью и энергичным ростом отличаются экземпляры, произрастающие в более лучших почвенных условиях. В таких местобитаниях 10-12-летние индивиды ежегодно показывают до 50-70 см прироста, как правило, неся 4-летнюю хвою. На бедных, каменистых и сухих песчаных грунтах деревья аналогичного возраста несут лишь хвою последнего года и отличаются весьма слабым ростом. Эти данные дают основание полагать, что важнейшим условием, определяющим энергию роста и продолжительность жизни хвои является мощность и функциональная активность корневой системы, развивающейся интенсивно и плохо в зависимости от факторов корнеобитаемой среды. Для экспери-

ментального подтверждения этого предположения нами в течение 1967—69 гг. были проведены некоторые исследования с целью выяснения зависимости энергии роста сосны от общей ее охвоенности, а затем познания внутренней причины степени охвоенности растений.

Для решения первой задачи были подобраны различные экземпляры одновозрастной сосны, носящие двух-, трех- и четырехлетнюю хвою, а затем был тщательно измерен годовой прирост (табл. 1).

Энергия роста сосны как функцией от охвоенности (повторность измерений 5-кратная)

Таблица 1

Растения	Прирост по годам, см					Общий прирост за 5 лет
	1962	1963	1964	1965	1966	
С двухлетней хвоей	15	31	40	46	51	183
С трехлетней хвоей	22	43	48	52	60	225
С четырехлетней хвоей	28	49	61	73	64	275

Как показывают приведенные данные, максимальной интенсивностью роста отличаются деревья, носящие одно-, двух-, трех- и четырехлетнюю хвою одновременно. Общий линейный рост верхушечных побегов этих деревьев оказался в 1,48 раза больше, чем рост деревьев I группы и в 1,2 раза больше, чем у деревьев II группы. Во всяком случае, не обнаруживается прямой пропорциональности между общей массой хвои и ростом растений. Тут, несомненно, играет важную роль и функциональная активность самой хвои. Ведь, как показано нами в специальных опытах (6), хвоя различного возраста существенно отличается по активности фотосинтеза. У растений последней группы, хотя жизнедеятельность четырехлетней хвои и сохраняется, но фотосинтетическая ее активность, разумеется, весьма слаба. Зависимость активности фотосинтеза от возраста листа установлена неоднократно (7-9).

Хотя энергия роста деревьев в существенной степени определяется мощностью листовой поверхности, как показали исследования, она зависит, кроме того, и от общей массы активных корней (1-13). Следовательно, мы в данном случае вправе полагать, что в соответствии с общей массой хвои подопытные деревья должны отличаться и по мощности активных корней, а значит и по степени обеспеченности хвои такими корнями. Для иллюстрации этого положения мы у опытных деревьев произвели тщательную раскопку корневой системы. Подбирая на различных по влажности песчаных грунтах одновозрастные экземпляры сосны, носящие одно-, двух-, трех- и четырехлетнюю хвою, вокруг их стволов, в диаметре от 5 до 8 м, были вырыты глубокие траншеи, шириною 1 м. По мере углубления траншей периферийные стенки закреплялись досчатой перегородкой для предотвращения осыпания песка с наружной зоны траншей. Песок же внутренней зоны траншей постепенно

высыпался в траншею и затем выбрасывался наружу. Таким образом, полностью обнажалась корневая система растений. Активные корни различной толщины (до 0,5; 0,5—1 и 1—3 мм) тщательно удалялись и высушивались до постоянного веса. Одновременно срезалась вся хвоя опытных деревьев и определялся сухой вес с целью вычисления коэффициента корнеобеспеченности хвои (табл. 2).

Таблица 2

Коэффициент корнеобеспеченности хвои сосны
кавказской с различной охвоенностью

Растения	Вес хвои и активных корней, г		Коэффициент корнеобеспе- ченности ($\frac{\text{активные корни, г}}{\text{хвоя, г}}$)
	хвоя	корни 3 мм	
С одно-двухлетней хвоей	2952,3	165,0	0,055
С одно-трехлетней хвоей	2453,1	176,4	0,059
С одно-четырёхлетней хвоей	4957,8	245,3	0,049

Как видим из приведенных данных, максимальной корнеобеспеченностью хвои отличаются деревья, носящие одно-трехлетнюю хвою. Следующее место занимают растения первой группы, носящие одно-двухлетнюю хвою. Последнее место, как ни странно, занимают растения, носящие гораздо большую массу хвои. Данные по этой группе как бы противоречат нашим представлениям и трудно поддаются объяснению. Если, в действительности, на каждую единицу массы хвои приходится меньше активных корней, то почему тогда она сохраняет жизнедеятельность столь длительное время (до 4-х лет)?

При раскопке корневой системы визуально была замечена существенная разница между степенью обеспеченности корней микоризой. Ведь в процессе раскопки и срезки активных корней нами удалялись с них все грибные гифы, которых гораздо больше отмечалось у корней растений, носящих хвою до 4-летнего возраста. Это обстоятельство уже привело нас к мысли, что продолжительность функционирования хвои растений зависит в первую очередь от обилия на корнях микориз. Подсчеты их количественного распределения на корнях сосны крымской, обыкновенной и Банка, различной охвоенности привели к установлению следующей зависимости (табл. 3).

Приведенные данные с большой наглядностью выявляют определенную зависимость между степенью охвоенности растений и обилием микоризы на их корнях. Число микоризных корней, как следует из приведенных данных, больше у растений, носящих 4-летнюю хвою. Например, у 15-летней сосны обыкновенной, носящей 4-летнюю хвою, общее число микоризных корней больше в 28,6 раз, у сосны Банка в 6,3 раза, а у сосны крымской — 1,2 раза, чем у растений, несущих более молодую хвою. Именно в результате такого активного развития микоризы на корнях сосны обеспечивается нормальное функционирование

длительная жизнедеятельность столь обильной хвой. При этом, как мы свидетельствуем, наблюдается прямая зависимость между представленностью на корнях микоризы и продолжительностью жизни хвой.

Таблица 3

Численное распределение микориз на корнях некоторых видов сосны, отличающихся охвоенностью

Возраст, лет	Сосна Банкса		Сосна крымская		Сосна обыкновенная	
	1	4	3	5	15	15
Охвоенность	С 1-летней хвоей	С 4-летней хвоей	С 3-летней хвоей	С 4-летней хвоей	С 1-летней хвоей	С 4-летней хвоей
Сухой вес корней, мг	100	3650	3250	2480	6380	80230
Число микориз	1685	11603	10570	12620	18054	517571
В т. ч. светлых	151	1279	899	411	7140	252559
инъчатых	216	4935	1162	2890	3021	162822
коралловидных	15	869	316	636	381	27441
псевдомикориз	443	1661	1196	1734	1809	58031
Число микориз на 1 мг сух. веса корней	5,6	3,8	3,3	5,2	2,8	6,4
В т. ч. светлых	0,5	0,4	0,3	0,2	1,1	3,2
инъчатых	0,7	1,2	1,3	1,2	0,5	2,1
коралловидных	0,1	0,2	0,1	0,3	0,6	0,3
псевдомикориз	1,5	0,5	0,4	0,7	0,2	0,7

Чем больше различия в длительности жизни хвой у одновозрастных растений, тем больше и соотношение между их микоризообеспеченностью. Так, у растений сосны обыкновенной с 4-летней хвоей, по сравнению с растениями, несущими однолетнюю хвою, это соотношение составляет 28,6. Если же различие в охвоенности небольшое, то соотношение в обилии микориз также незначительное, как это имеет место у сосны крымской (всего 1,2). Подобная закономерность проявляется и в отношении числа микориз, приходящихся на 1 мг сухого веса активных корней.

Все эти данные дают полное основание объяснить внутреннюю причину интенсивного роста сосны, носящей 4-летнюю хвою. Повышенная корнеобеспеченность растений, как показали опыты ⁽¹⁰⁾, приводит к увеличению как количества пасоки, поступающей в листья, так и аминокислот и белкового азота в ней. Если ко всему этому добавить и обилие микоризы на корнях, которая увеличивает всасывающую поверхность корней в 10—14 раз, улучшает усвоение растением воды, минеральных элементов почвы, особенно труднорастворимых соединений ⁽¹¹⁻¹³⁾, а также, возможно, и некоторых органических соединений азота ⁽¹⁴⁻¹⁵⁾ и ауксинов ⁽¹⁶⁾, то становится вполне понятной столь длительная жизнь и обилие хвой на растении. С другой стороны, большая листовая масса направляет к корням соответствующее количество ассимилятов для

роста, метаболической деятельности и развития микориз. Связь микоризообразования с фотосинтетической деятельностью растений была обнаружена рядом исследователей (¹²⁻¹⁵⁻²¹). Эти авторы степень развития микоризы связывают с наличием подвижных углеводов в корнях дерева-хозяина.

Уровень метаболических процессов в микоризных корнях выявлен опытами Роуттена и Доусона (²²) и Мак Комба (²³), которые отметили повышение энергии дыхания микоризных корней в 2—4 раза по сравнению с немикоризными.

Об обилии поступления ассимилятов в корни свидетельствует большая представленность элементов флоэмы в стволе сосен, несущих большую массу хвои. В исследованиях В. А. Паланджян (¹¹) показано, что в срезе ветки лишь с однолетней хвоей толщина функционирующего слоя луба составляет 24 мк, а ветки с четырехлетней хвоей—16 мк. Число тангентальных рядов в данном слое у первого достигает до 7, а у второго до 10. Далее, на 250 мк² площади луба у первого функционирующего слоя состоит из 20 ситовидных трубок, а у второго—из 32. Таким образом большая охвоенность, развитая корневая система и активная представленность микоризы на ней обеспечивают повышенный обмен веществ между корнями и листьями, что и способствует развитию и увеличению продолжительности жизни хвои у сосны.

Ботанический институт
Академии наук Армянской ССР

Հայկական ԽՍՀ ԳԱ րդրակից-անդամ Վ. Ն. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Ժ. Կ. ՏԱՐԽՈՒՎԱՆ,
Գ. Ա. ԽՈՒՐՇՈՒԻՅԱՆ, Ն. Կ. ՇԱՀԻՆՅԱՆ

Սոնու աճման էներգիայի և տերևների երկաթակեցությունից կախվածությունը աճմանների նյութությունից և միկորիզատառաջացումից

Աստիճանաբարությունները բացահայտել են, որ սոնու ծառերի աճման ինտենսիվության և տերևների քանակի միջև գոյություն ունի որոշակի կապ: Միշտ ինտենսիվ աճում են այն անտառները, որոնք իրենց վրա կրում են մինչև 1 տարեկան տերևներ: Տերևների այսպիսի բարձր երկաթակեցության ֆիզիոլոգիական պատճառների պարզաբանման ուղղությամբ կատարված փորձերը ցույց են տվել, որ այդպիսի անտառների մոտ մեծ է ակտիվ արմատների ընդհանուր ժառանգ և նրանց միկորիզաների թիվը:

Л И Т Е Р А Т У Р А — Կ Ր Ա Կ Ը Ն Ի Ր Յ ՈՒ Ն

¹ В. О. Казарян, Доклады Ереванского симпозиума по оттогенезу высших растений, Ереван, 1956. ² В. О. Казарян и В. А. Давтян, „Биол. журнал Армении“, т. 19, № 1 (1966). ³ В. О. Казарян, ДАН Арм. ССР, т. 42, № 5 (1966). ⁴ В. О. Казарян и В. А. Давтян, „Биол. журнал Армении“, т. 20, № 11 (1967). ⁵ В. О. Казарян и В. А. Давтян, Физиол. растений, т. 14, вып. 5 (1967). ⁶ В. О. Казарян и А. К. Шагинян, „Биол. журнал Армении“, т. 22, № 9, 1969. ⁷ В. N. Singh and N. H. Lal, Ann. Bot., 49 (1935). ⁸ G. E. Cartellieri, Sahrh. Wies. Bot. 82 (1935). ⁹ В. О. Казарян, Стадийность развития и старения однолетних растений, Изд. АН Арм. ССР, 1952. ¹⁰ В. О. Казарян, Старение высших растений, Изд. „Научка“, 1969. ¹¹ В. А. Па-

линдрян. „Биол журнал Армения“ т. 23, № 10, 1970. ¹² Н. В. Лобанов. Микотрофность древесных растений. Изд. „Сов. наука“, 1953. ¹³ А. К. Эглице, Тр. Ин-та микробиологии. Вопросы почвенной микробиологии, в. VII, 1958. ¹⁴ Я. П. Худяков. Тр. компл. научн. экспед по вопросам полелашитного лесоразведения, т. II, в. 2 (1952). ¹⁵ Ю. М. Воляковская. Тр. компл. научн. экспед. по вопросам полелашитного лесоразведения, т. 2, в. 2 (1952). ¹⁶ L. G. Romell, Ecology, v. 20, № 2 (1939). ¹⁷ Е. Бьеркман. В сб. Микориза растений, под редакцией Н. В. Лобанова, 1963. ¹⁸ Х. Бургсф. В сб. Микориза растений, 1963. ¹⁹ В. Norkrans, Symbolae Botan. Upsa'llenses, 11 (1950). ²⁰ И. Левисон, В сб. Микориза растений, 1963. ²¹ Л. М. Булаева, Сб. Перчского отд. Всес. бот. об-ва, в. 2, (1962). ²² J. B. Routten and B. F. Dawson, Amer. Jour. Botany, 30 (1943). ²³ A. L. McComb, Bull. la Exp. Sta. 314 (1943).