

ՀՈՂՎԱԾՆԵՐ · СТАТЬИ

Биол. ж. Армении, т. 40, № 6, 433—439, 1987

УДК 581.17

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДНОГО РЕЖИМА ЛИСТЬЕВ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ИЗ СЕМЕЙСТВА РОЗОЦВЕТНЫХ

В. О. КАЗАРЯН, Г. В. МИХАЕЛЯН

Институт ботаники АН Армянской ССР, Ереван

Аннотация — Показано, что в ходе эволюции жизненных форм покрытосеменных изменился фракционный состав воды. Увеличилась доля ее связанной формы у древесных растений и свободной у травянистых. В результате интенсивность транспирации возросла от деревьев к травам.

Անոտացիա — Զուգը է տրված, որ լավագույնների կենսականի էվոլյուցիայի ընթացքում փոփոխվել է ջրի բաղադրամասը ծառային բույսերի մոտ ավելացել է նրա կապված, իսկ խոտաբույսերի մոտ՝ ազատ ձևը։ Չրան հետևանքով տրանսպիրացիայի ինտենսիվությունն աճել է ծառերից դեպի խոտերը։

Abstract — It has been shown during the evolution of vital forms of the angiosperms the fractional composition of water is changed. The part of its connected form of plants of trees and free at grasses changes. In the result the transpiration intensity increases from trees to grasses.

Ключевые слова: семейство Rosaceae, вода связанная, свободная, транспирация, устьице.

Основным стимулом в эволюции растительного мира, оказывающим мощное влияние на физиологию и морфологию растений с момента выхода их на сушу, был водный режим среды. Поэтому удовлетворение потребности растения в воде стало важнейшим условием его нормального существования [12]. В связи с этим водный режим растений продолжает оставаться в центре внимания исследователей [1, 4, 5, 7, 13, 15].

В процессе приспособления к неблагоприятным в отношении водного режима условиям среды растения приобрели способность удерживать значительную часть воды. Эта защитная реакция растений обуславливает постоянный уровень оводненности, необходимый для нормальной жизнедеятельности. Вододерживающая сила листьев, как известно, зависит не только от морфологических факторов, но и от притока воды к транспирирующим органам, а скорость притока определяется как наличием воды в почве, представленностью всасывающих корней, так и

активностью проводящих элементов и корневистовым расстojанием. По этим показателям существенно различаются представители древесных, кустарниковых и травянистых форм. Следует полагать, что по мере эволюционной продвинутоcти растений должна меняться и общая напряженность водного режима. Для выявления истинной картины напряженности водного режима листья представителей указанных жизненных форм необходимо брать растения примерно одинакового возраста, вегетативной мощности и ярусности листьев с тем, чтобы свести к минимуму влияние перечисленных показателей на водный режим листьев.

Материал и методика. Объектами исследований служили представители жизненных форм из семейств розоцветных: из древесных—яблоня домашняя (*Malus domestica* Borkh.), черемуха обыкновенная (*Padus racemosa* (Lam.) Mill.), вишня малайская (*Cerasus mahaleb* (L.) Mill.), слива домашняя (*Prunus domestica* L.), груша обыкновенная (*Pyrus communis* L.); из кустарников—таволга Вангутта (*Spiraea vanhouttei* (Briol.) Zbl.), шиповник обыкновенный (*Rosa canina* L.), пузыреплодник калинолистный (*Physocarpus opulifolius* L.), ожина (*Rubus caesius* L.); из травянистых—земляника лесная (*Fragaria vesca* L.), чернокочевник многобрачный (*Potentilla polygamum* L.), манжетка Гроссгейма (*Alchemilla grossheimii* Jaz.), лапчатка прямая (*Potentilla recta* L.).

Растения выращивали в 5-литровых вазонах с садовой почвой в условиях одинакового ухода. По достижении идентичной вегетативной мощности и высоты брали пробы, из которых определяли содержание общей, связанной и свободной воды по Маринчик [11], интенсивность транспирации—по Изянову [3], работу устьичного аппарата—по Молотковскому [14].

Результаты и обсуждение. Определение общей обводненности листьев (рис. 1) существенных различий между представителями жизнен-

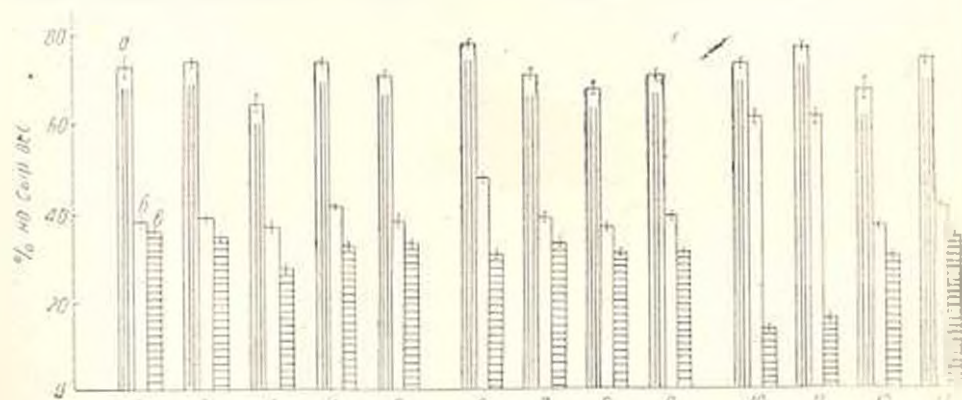


Рис. 1. Содержание воды в листьях опытных растений: а—общая, б—свободная, в—связанная. Деревья: 1—черемуха, 2—слива, 3—яблоня, 4—вишня, 5—груша, кустарники: 6—пузыреплодник, 7—ожина, 8—таволга, 9—шиповник; травы: 10—чернокочевник, 11—лапчатка, 12—земляника, 13—манжетка.

ных форм не выявило. Содержание общей воды в листьях опытных растений всех взятых нами жизненных форм колеблется в пределах 71—73%. При этом у древесных этот показатель выше у вишни и наименьший—у яблони; у кустарников—соответственно у пузыреплодника и таволги, а у травянистых—у лапчатки и земляники. Более примечатель-

ные данные получены при определении содержания свободной и связанной воды, соотношение которых, как известно, дает представление о напряженности водного режима [6]. Как видно из рис. 2, различия меж-

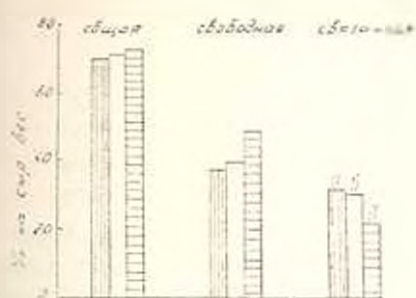


Рис. 2. Средние показатели содержания воды в листьях: а — деревья, б — кустарники, в — травы.

ду представителями жизненных форм обнаруживаются в содержании связанной и свободной воды. Наибольшее количество свободной воды обнаружено в листьях травянистых растений, а связанной — древесных. Повышенное содержание связанной воды и клеточного сока у древесных растений, видимо, обусловлено двумя обстоятельствами: низкой корнеобеспеченностью листьев и сравнительно затрудненным поступлением воды из корней в листья, из-за слабой водопроводимости элементов ксилемы. В силу этого в ходе эволюции древесные формы выработали адаптивную реакцию (проявляющуюся даже в ювенильном возрасте) — экономно расходовать воду. В этом аспекте справедливо мнение Горышиной [6], согласно которому доля связанной воды велика у растений, испытывающих по тем или иным причинам затруднение в пополнении расходов воды, что может рассматриваться как своего рода защитная реакция против излишней транспирации. Многие исследователи высокое содержание свободной воды в листьях рассматривают как показатель активности физиологических процессов, а связанной — устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Так, по мнению Лермана [10], взаимоотношение между адаптацией растений и фракционным составом воды осуществляется по линии коллоидной системы, образования коллоидов, а следовательно, повышения содержания коллоидно-связанной воды.

О важной роли гидрофильности коллоидов в приспособлении растений к условиям среды свидетельствуют и опыты Кулагина [8], изучавшего водный режим листьев березы пушистой и бородавчатой и показавшего, что первая отличается большим содержанием коллоидно-связанной воды, большей водоудерживающей способностью, поэтому береза пушистая лучше приспосабливается к условиям среды.

С физиологической точки зрения, весьма важное значение имеет величина отношения свободной воды к связанной. Этот показатель колеблется у древесных в пределах 1,07—1,32, у кустарников 1,19—1,55, у травянистых 1,21—4,63. Из этих данных видно, что величина отношения свободной воды к связанной возрастает от деревьев к травам, следовательно, транспирация должна протекать интенсивнее у травянистых растений. Это подтверждается данными, приведенными на рис. 3. Диаграмма, характеризующая интенсивность транспирации, наглядно показывает, что от кустарников к травам усиление этого процесса осуществляется скачкообразно, как при расчетах на $\text{мг/дм}^2/\text{час}$, так и мг/г

сырого веса/час, при $HCP = 107$, $F\phi = 22,83$, $F_{05} = 3,48$. Корреляционный анализ зависимости между интенсивностью транспирации и количеством свободной воды выявил между этими двумя факторами прямую положительную связь. Для травянистых $r = 0,481 \pm 0,214$, $t = 2,25$; для

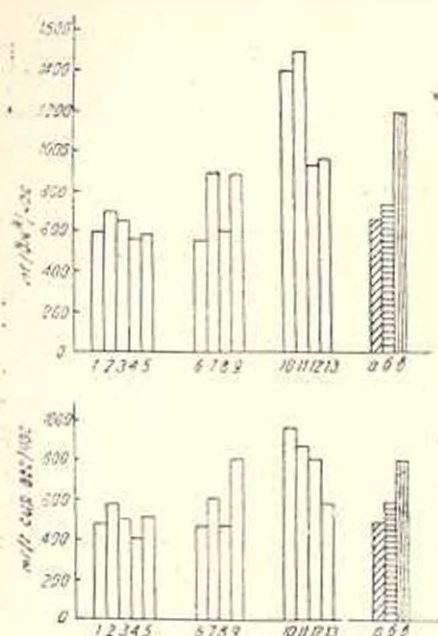


Рис. 3. Интенсивность транспирации листьев опытных растений. Деревья 1—черемуха, 2—слива, 3—яблоня, 4—вишня, 5—груша; кустарники: 6—пузыреплодник, 7—ожина, 8—таволга, 9—шиповник; травы: 10—черноголовник, 11—лапчатка, 12—земляника, 13—манжетка, а—деревья, б—кустарники, в—травы (средние по жизненным формам).

кустарников $r = 0,447 \pm 0,258$, $t = 1,85$; для древесных $r = 0,520 \pm 0,243$, $t = 2,14$, при уровне достоверности $P_0 = 0,90$, $t_{\text{сл.}} = 1,8$. Это подтверждается и литературными данными [2], согласно которым интенсивность транспирации находится в обратной зависимости от общего количества коллоидно-связанной воды и в прямой—от количества свободной воды в листьях.

По данным Крамера и Козловского [9], интенсивность транспирации у древесных и травянистых растений в целом различается незначительно, но у отдельных представителей наблюдаются очень большие отклонения. Однако следует иметь в виду, что указанными авторами были выбраны разновозрастные представители отдельных видов, отличающихся как вегетативной мощностью, так и корнелистовым расстojанием. Наши же данные подтверждают, что в пределах одного семейства, представители которого идентичны по вегетативной мощности и произрастают в одинаковых условиях водоснабжения, травянистые формы отличаются более высокой интенсивностью транспирации.

Основным регулятором транспирации являются устьица, состояние которых, помимо условий среды, связано с водным режимом растений. Исследование ряда параметров устьичного аппарата по отпечаткам, снятым с нижнего эпидермиса, позволило заключить, что виды, отобранные нами, различаются по числу и размерам устьиц (табл.).

Подсчеты показали, что в отношении числа устьиц на поверхности листа у представителей различных жизненных форм нет определенной закономерности. Очевидно, различия в числе устьиц у различных представителей этого семейства можно объяснить теми условиями, в кото-

Вид	Число на 1 мм ²	Размеры		Откры- тость про- светов, мкм
		длина, мкм	ширина, мкм	
Черешуха обыкновенная	382±14	19.1±2.0	14.7±1.8	3.50±1.6
Слива домашняя	139±10	14.8±2.0	11.1±1.4	3.80±1.2
Вишня магалебская	207±9	21.3±2.9	14.7±2.7	4.68±1.0
Яблоня обыкновенная	149±12	23.4±1.8	13.1±2.2	1.44±0.4
Груша обыкновенная	111±8	23.8±1.8	16.2±2.1	3.8 ±1.4
Пузыреплодник калинолистный	83±16	21.3±3.0	15.6±2.3	2.3 ±0.8
Ожина	199±32	14.7±1.8	11.9±1.0	2.5 ±0.7
Таволга Вангутта	202±17	17.7±1.7	11.4±0.9	2.8 ±0.7
Шиповник обыкновенный	175±17	23.6±1.4	15.4±1.5	4.3 ±1.5
Черноголовник многобрачный	240±10	27.5±2.8	12.6±1.8	2.1 ±0.8
Лапчатка прямая	219±19	18.2±1.3	11.8±1.5	1.1 ±0.3
Земляника лесная	125±10	15.4±1.2	10.2±0.9	1.1 ±0.5
Манжетка Гроссгейма	183±10	22.8±3.5	7.2±1.9	1.0 ±0.6

рых протекала их эволюция. Что касается работы устьичного аппарата, то нами выявлены существенные различия между опытными растениями. Если сопоставить полученные данные по открытости устьичных щелей, то исследованные нами жизненные формы предстанут в следующей убывающей последовательности: древесные, кустарниковые и травянистые (соответственно 3,4; 2,9; 1,6).

На наш взгляд, интересны данные, касающиеся интенсивности транспирации в пересчете на одно устьице (рис. 4). На основании по-

Рис. 4 Средняя интенсивность транспирации листьев в пересчете на одно устьице:

1—деревья, 2—кустарники, 3—травы.



лученных данных мы вправе полагать, что от деревьев к травам работа устьиц интенсифицируется. Именно этим можно объяснить то обстоятельство, что травянистые виды при относительно меньшей открытости их устьичных щелей проявляют более активную транспирацию, чем древесные, устьица которых открыты шире. Объяснение этого, с пер-

вого взгляда, казавшегося противоречивым, факта следует искать в количественном соотношении свободной и связанной воды в листьях, а также в числе устьиц на листьях. Как известно, у древесных устьица в основном расположены на нижней поверхности листа, а у травянистых как на нижней, так и на верхней эпидерме [16]. Результаты исследований показали, что у азятых нами древесных видов устьица на верхней эпидерме нет. Из четырех исследованных кустарниковых видов устьица на верхней эпидерме имеются лишь у ожины— $30,5 \pm 7,0$ и таволги— $102 \pm 13,2$ шт. на 1 мм^2 , у травянистых же растений устьица на верхней эпидерме имеются, за исключением земляники. У черноголовника— $56,5 \pm 6,0$, у лапчатки— $85 \pm 10,0$, манжетки— $73 \pm 10,4$ шт. на 1 мм^2 . Вместе с тем, как мы убедились, в листьях древесных форм больше связанной воды, а в листьях травянистых—свободной, что является решающим фактором, определяющим концентрацию клеточного сока и, следовательно, активность транспирации. При таких условиях для интенсификации фотосинтеза древесные растения должны шире открыть устьичные щели, нежели травянистые, у которых число устьиц больше.

Резюмируя полученные данные, мы приходим к выводу, что в ходе эволюции от древесных гигантов до карликовых трав существенно изменилась напряженность водного режима и активность транспирации. Затруднения, возникшие у древесных форм в обеспечении огромной листовой поверхности водой, находящейся далеко от корней, привели к повышению их водоудерживающей способности и соответственно снижению интенсивности транспирации. Указанная физиологическая особенность древесных проявляется уже в ювенильном возрасте и в ходе длительной эволюции становится генетически закрепленным признаком. В этом плане существенно отличаются травянистые растения, корни которых представлены более обильно, расположены ближе к листьям и лучше снабжают их водой, благодаря чему у них больше свободной воды и выше интенсивность транспирации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев А. М. В сб. Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. 311—315. М., 1963.
2. Алексеев А. М., Гусев Н. А. ДАН СССР, 71, 4, 757—760, 1950.
3. Белик В. Ф., Тюрина С. М. В кн.: Методика физиологических исследований в овощеводстве и бахчеводстве. 86—87. М., 1970.
4. Гусев Н. А. Физиология подсобмена растений. 135. Киев, 1966.
5. Генкель П. А. В сб. Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. 33—42. М., 1963.
6. Горюшина Т. К. Экология растений. 367. М., 1979.
7. Кушниренко М. Д. Водный обмен яблони. 173. Кишинев, 1970.
8. Кулагина Ю. З. Изв. Сиб. отд. АН СССР, 3, 108—115, 1960.
9. Крамер П., Козловский Т. Физиология древесных растений. 672. М., 1963.
10. Лерман Р. Н. Докл. научн. конф. Прибалтийских республик и Белоруссии по вопросам роста и развития высших растений. 180—192. Вильнюс, 1965.
11. Маринчик А. Ф. В сб.: Биологические основы органического земледелия. 581—591. М., 1957.
12. Максимов Н. А. Избр. работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. I, 571. М., 1952.

13. Петинев Н. С. В сб.: Водный режим растений и связь с обменом веществ и продуктивностью. 3—22, М., 1963.
14. Сказкин Ф. Д. и др. Практикум по физиологии растений. 339, М., 1958.
15. Сказкин Ф. Д. В сб.: Водный режим растений и их продуктивность. 135—144, М., 1963.
16. Яценко-Хмельянский А. А. Краткий курс анатомии растений. 282, М., 1961.

Поступило 7.1 1987 г.

Биолот. ж. Армении, т. 40, № 6, 439—442, 1987

УДК 581.032+581.13+631.589.2

ВОДНЫЙ РЕЖИМ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛИМОННОГО СОРГО*

С. Х. МАПРАПЕТЯН, Дж. С. АЛЕКСАНИАН

Институт агрохимических проблем и гидропоники АН Армянской ССР, Ереван

Акиотация — Установлено, что при гидропоническом выращивании лимонного сорго половинные дозы азота, фосфора и калия в питательном растворе Г. С. Давтяна благоприятно влияют на водный режим растений, при этом повышается урожайность зеленой массы и выход эфирного масла.

Անուշագիտ — Կիրառվել սորգոյի հիդրոպոնիկական մշակույթի դեպքում Գ. Ս. Դավթյանի սննդամթերքում ազոտի, ֆոսֆորի և կալիումի կես քանակությունը բարենպաստ է ազդել բույսերի ջրային ռեժիմի վրա: Սննդամթերքի այդպիսի կազմից ստացված մեծանուն է կանաչ զանգվածի քանակը և էթերայուղի ելքը:

Abstract — In the hydroponic cultivation of citric sorghum half dose of N, P, K of the Davtyan nutrient solution has a favourable influence upon the water regime. At the same time the plants are distinguished by the higher green harvest and essential oil output.

Ключевые слова: гидропоника, лимонное сорго, эфирное масло.

Как известно, существует определенная зависимость водного режима растений от условий питания [3, 12]. Поступающие в растения элементы минерального питания, изменяя гидратацию коллоидов, влияют на ход физиологических процессов в листьях и в результате ускоряют рост растений и повышают урожай. Удобрения улучшают водный режим растений, усиливая в первую очередь поглощение воды корневой системой. Однако при чрезмерно высокой концентрации питательных веществ процессы роста задерживаются, и вместе с тем резко тормозится поглощение воды и питательных веществ корнями растений [1, 5].

Цель данной работы состояла в изучении влияния состояния воды в листьях лимонного сорго на ход физиологических процессов и продуктивность при выращивании его в различных условиях питания, а также в установлении наиболее рационального водного режима при помощи минерального питания.

* Лемонграссовое масло, которое содержит до 85% цитрала, выделяют из многолетнего травянистого растения семейства злаковых — лимонного сорго (*Cymbopogon citratus Stapf*). Эфирное масло лимонного сорго широко используется в парфюмерной, мыловаренной и пищевой промышленности. Цитраль имеет большое значение в медицине и идет на синтез витамина А [8—10].