

А. Д. ТАРАБРИН

КАК ЖИВЕТ ДЕРЕВО



Издательство
„ЛЕСНАЯ ПРОМЫШЛЕННОСТЬ“
Москва 1974

Как живет дерево. Т а р а б р и н А. Д. «Лесная промышленность», 1974 г., 144.

В книге рассказано о внешней форме дерева и его частей, об их внутреннем строении, об основных физиологических процессах, из которых складывается жизнь дерева: росте и развитии, водном режиме, воздушном и почвенном питании, дыхании. Даны сведения о накоплении деревом запасных веществ и их передвижении к местам потребления — почкам, цветкам, плодам. Рассказано о «невзгодах» дерева, неизбежных в его жизни (зимних холодах и летних засухах, болезнях), о том, как дерево приспособляется переносить эти невзгоды.

Таблица 1, иллюстраций 94, библиография — 57 названий.

Т 40502—157 32—74
037(01)—74

ВВЕДЕНИЕ

Дерево известно каждому из нас. Это растение, всегда многолетнее, живущее десятки, сотни, а иногда и тысячи лет, с одревесневшим мощным стволом, сохраняющимся в течение всей жизни и образующим пышную крону ветвей и молодых побегов с листьями.

Человек тесно связан с лесом и деревом с незапамятных времен. Первым орудием, которое взял в руки наш далекий предок, была обыкновенная палка. В лесу и из леса он строил себе жилище. Очень долго лес кормил, одевал и согревал человека. Но человеку потребовалась площадь для земледелия, и он стал истреблять и выжигать лесные массивы. Затем с развитием цивилизации все более необходимой становилась древесина как сырье. Вот и теперь хотя и находят применение в быту, народном хозяйстве искусственные заменители древесины, число изделий из нее непрерывно растет: 20 лет назад их было примерно 4 тысячи видов, сейчас же — около 15 тысяч. Мировое потребление древесины в переводе на круглый лес составляет более 2 миллиардов кубометров, или 570 кубометров на каждые 1000 человек населения. Для производства бумаги тратится древесины (преимущественно еловой) 5—5,5 кубометра на 1 тонну. Если же сложить все газеты, журналы и книги мира, тиражи которых непрерывно растут, нетрудно представить, какие огромные площади лесов сводятся ежегодно, чтобы насытить сырьем одну только целлюлозно-бумажную промышленность.

Но лес нужен не только как источник древесины. Не менее необходим он и в растущем состоянии. Лес защищает почву от эрозии, пыльных бурь, повышает урожай полей, лугов, садов и огородов. Он предохраняет реки и озера от обмеления и высыхания, имеет огромное санитарно-гигиеническое значение, особенно вокруг крупных городов и промышленных центров. Ведь лес

дает значительную часть кислорода, которым мы дышим. Он украшает общий пейзаж, делает его более разнообразным и гармоничным.

Постоянная тяга человека к природе, к лесу велика во всем мире. Настоящий отдых возможен лишь в общении с природой. Лес был и останется неизменным спутником в жизни человека и только он должен постоянно заботиться о сохранении и приумножении лесов на Земле. Дело это очень нелегкое. Срубить дерево при современной технике — минутное дело, а на выращивание уходят десятки лет.

Давно родилась наука о выращивании леса — лесоводство и профессия лесовод. Задача лесовода — выращивать высококачественный лес в наиболее короткий срок с наименьшими затратами для удовлетворения нужд промышленности в древесине и потребностей человека. Знаменитый русский ученый К. А. Тимирязев (1905) писал, что лесовод в значительной мере человек завтрашнего дня. Сегодня для лесовода важно, но завтра неизмеримо важнее. Под важностью завтрашнего дня здесь понимается значительная длительность периода роста леса, поэтому лес нужно сажать уже сегодня.

Мы будем рассматривать главным образом жизнь отдельного дерева. Но выращивать качественные деревья можно лишь в лесу. Чтобы в этом убедиться, достаточно вспомнить, как сильно различаются между собой по внешнему виду дерево, выросшее на большой поляне и в соседстве с другими деревьями — в насаждении. Дерево на свободе ниже, толще, с конусообразным стволом, ветви спускаются почти до поверхности земли. В насаждении дерево выше, тоньше; соседние деревья как бы «подгоняют» друг друга в росте в высоту, рано очищаются от сучьев. Все это способствует появлению стройных, прямоствольных деревьев с ровными гладкими цилиндрическими стволами и ветвями только на вершине.

Рост каждого дерева и леса в целом зависит от количества солнечного света и тепла, характера почвы, количества влаги. Частично внешние условия человек может изменять сам. Например, избыточно увлажненные почвы осушают с помощью сети специальных осушительных каналов, и рост леса при этом намного улучшается. Регулировать же количество солнечного света и тепла, а также воздействовать на процесс образования почвы мы пока не можем.

Существует большое разнообразие древесных пород, каждая из которых для своего наилучшего роста требует разных сочетаний условий внешней среды: света.

тепла, влаги, богатства почвы, рельефа местности. Одни виды древесных растений нуждаются в сильном освещении, но зато могут расти на бедных почвах, другие менее требовательны к свету, но любят богатые почвы. Одним нужны понижения рельефа, другие предпочитают возвышенности. Искусство лесовода состоит в том, чтобы наиболее точно определить, где и какую именно древесную породу надо выращивать.

Под Ленинградом есть знаменитая Линдуловская лиственничная роща, заложенная еще в 1738 году. Лиственница растет здесь настолько хорошо, что ежегодное нарастание древесины в этой роще составляет 10—12 кубометров на каждом гектаре, а общий запас древесины на этой же площади равен 1200 (а в иных местах до 2000) кубометров. В соседних же лесных массивах прирост составляет в среднем лишь 2,75 кубометра, а общий запас древесины — не более 200 кубометров на гектаре площади. Как видим, разница огромная. И все это достигнуто наиболее удачным сочетанием древесной породы, почвы и рельефа местности. Заметим, что это удалось сделать в довольно суровых северных условиях. Подобные примеры удачного сочетания древесной породы с местными условиями не единичны.

Особую роль играют леса в улучшении природных условий, изменении их в нужную для человека сторону, в защите от неблагоприятных явлений природы, вызывающих нередко стихийные бедствия, приносящие огромный ущерб народному хозяйству страны. Прежде всего это защита полей от засухи, черных или пыльных бурь, когда сильный ветер разносит мельчайшие частицы почвы на многие сотни километров, от заносов песками. Для этого поля обсаживают полезащитными лесными полосами. В нашей стране созданы крупные государственные защитные лесные полосы протяженностью на многие сотни километров: Камышин — Волгоград, Пенза — Каменск, Воронеж — Ростов-на-Дону, Белгород — Дон. Каждая из этих полос состоит из трех или четырех отдельных лент шириной 60 метров и расстоянием между ними в 300 метров. Лесные полосы резко снижают скорость ветра и этим предупреждают или, по крайней мере, намного уменьшают вредное действие засух и пыльных бурь. В целом можно сказать, что ни один тип растительности не дает столько пользы для человека, как лес.

Лес играет колоссальную роль и в общей экономике природы, в поддержании жизни на Земле, так как лесная растительность является наиболее мощным аппаратом преобразования солнечной энергии и углекислого

газа в органическое вещество и кислород. Из 52,9 миллиарда тонн общей годовой органической массы, создаваемой зелеными растениями всего мира, 28,4 миллиарда тонн образуют леса. Если взять нашу страну, то у нас леса дают около 67 процентов общей годовой органической массы. Поддержание постоянного запаса кислорода в атмосфере зависит от работы «зеленых фабрик» растительного мира, а он представлен в значительной степени лесами. Таким образом, леса представляют собою наиболее мощную «пленку жизни» нашей Земли.

ВНЕШНИЙ ВИД ДЕРЕВА

В различные времена года дерево выглядит по-разному, но всегда оно по-своему прекрасно: весной, когда из одних лопнувших почек появляются нежные бархатистые листочки, а из других — благоухающие соцветия; летом, когда оно шумит зеленой листвою и манит к себе путника свежестью и прохладой; осенью, когда листья на деревьях переливаются всеми цветами радуги — от лимонно-желтого и оранжевого до багряного разных тонов и оттенков; зимой, когда снежный убор часто придает деревьям совершенно необычный сказочный вид.

Часто ли, любуясь деревом, мы спрашиваем себя: а что о нем знаем, как оно живет, из чего строит свое тело, что нужно ему для успешного роста и развития.

Случилось как-то одному старому лесоводу видеть на Кавказе тополь, которому со слов местного экскурсовода 250 лет. Никто из посетителей не усомнился в этом. И только лесовод внимательно осмотрел дерево от основания до вершины, что-то прикинул, подсчитал и вышло, что на самом-то деле этому тополю не 250 лет, а едва ли более 100.

Ответить на вопрос о возрасте дерева не так просто. Любой школьник определит возраст спиленного дерева, сосчитав количество годичных колец на оставшемся пне. Установить возраст растущего дерева далеко не каждому взрослому под силу. Тут уже нужны специальные знания, большой опыт и тренированный глаз, который видит и замечает то, что скрыто от непосвященных.

Рассмотреть и по возможности изучить внешний вид дерева удастся лучше всего ранней весной или поздней осенью, когда голое дерево (кроме, разумеется, вечнозеленых хвойных) хотя и скромнее выглядит, чем летом, но зато все его части хорошо доступны глазу наблюдателя.

Каждое дерево имеет надземную и подземную части. Подземную составляют корни, совокупность которых называют корневой системой, надземную представляет ствол, который на некоторой высоте ветвится, и эта разветвленная часть ствола образует крону

дерева (рис. 1). В кроне ствол ветвится по-разному. У хвойных (ели, пихты, лиственницы) имеется хорошо выраженная главная ось, идущая от основания ствола до вершины дерева. От этой главной оси довольно симметрично и равномерно отходят боковые оси — ветви. Такие деревья бывают особенно стройными и имеют прямой ствол. У большинства же лиственных пород, а из хвойных к старости — у сосны, рост вершины ствола ослабевает настолько,

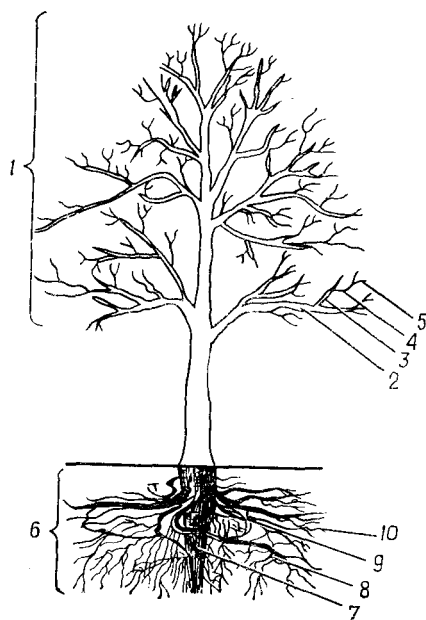


Рис. 1. Внешний вид дерева:

1 — крона; 2 — боковая ветка (ось) второго порядка; 3 — боковая ветка третьего порядка; 4 — боковая ветка четвертого порядка; 5 — боковая ветка пятого порядка; 6 — корневая система; 7 — главный корень; 8 — боковой корень второго порядка; 9 — боковой корень третьего порядка; 10 — боковой корень четвертого порядка (по Н. Лиру, 1967, с изменениями)

что она совершенно теряется в кроне среди боковых ветвей. Тогда получается раскидистая (у разных пород в большей или меньшей степени) крона (рис. 2). В раскидистой кроне все ветви также распределены в определенной системе. Самые толстые нижние боковые ветви, отходящие от главной оси дерева, называют осями второго порядка, от них отходят ветви — оси третьего порядка, несущие в свою очередь ветви четвертого порядка, и так далее до самых мелких ветвей, возникших в прошлом году (см. рис. 1). Каждую молодую ветвь вместе с находящимися на ней почками (а позже и распустившимися листьями) называют годичным побегом, в котором различают следующие части. Место прикрепления листа к стеблю называют узлом побега, участок стебля между двумя соседними узлами — междуузлем, угол между листом и стеблем на узлах побега — пазухой листа. В пазухах

листьев находятся почки, которые поэтому так и называются пазушными, или боковыми, а почка, сидящая на верхушке побега, называется верхушечной. После опадения листа на месте его прикрепления к стеблю у основания почки остается листовой рубец (рис. 3).

Формирование дерева в нашем климате связано со сменой зимы и лета. Весной и летом происходит рост всех побегов в длину и толщину, на зиму же он останавливается и дерево впадает в состояние покоя. Каждый новый побег вырастает из почки. Под многочисленными чешуйками и зачатками листьев почки скрыт бугорок из нежных живых клеток — это конус нарастания побега

(рис. 4). Рост каждого побега в длину состоит в том, что с распусканием почки клетки, составляющие конус нарастания, интенсивно делятся, растут и образуют зачатки новых листьев. Весь

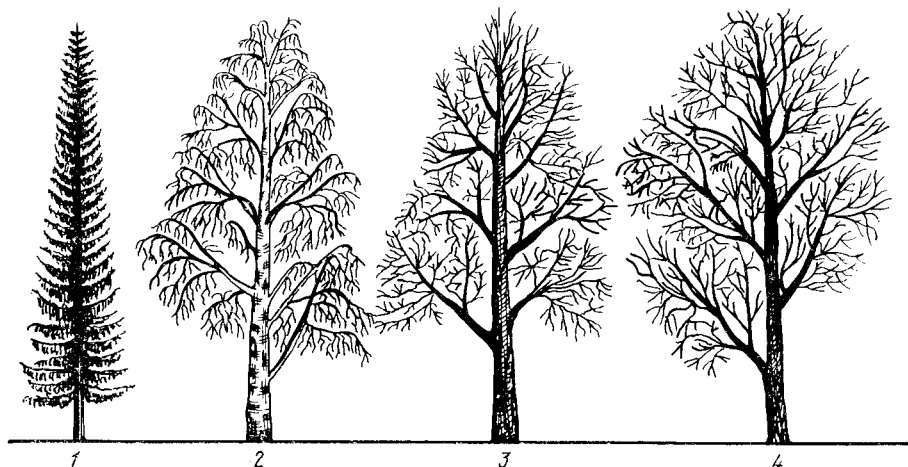


Рис. 2. Внешний вид различных деревьев:
1 — ель; 2 — береза; 3 — дуб; 4 — липа (по Т. Г. Зоринной, 1971)

побег с листьями сильно вытягивается и, достигнув определенной длины, прекращает свой рост. На его верхушке закладывается новая почка с конусом нарастания, зачатками листьев и почечными чешуями, выгоняющая следующей весной новый побег, тоже завершающийся почкой. Таким образом, каждый новый побег дерева вырастает из предыдущего и является его продолжением. Возникает система побегов дерева. От распутившейся почки на побеге остается след в виде кольца — места прикрепления опавших почечных чешуек (см. рис. 3). Поскольку опадение чешуек после распускания верхушечной почки происходит ежегодно, то число таких колец на многолетнем побеге обычно соответствует его возрасту. Особенно хорошо это бывает видно на побегах каштана конского, вяза (рис. 5).

Если междоузлия имеют достаточную длину и

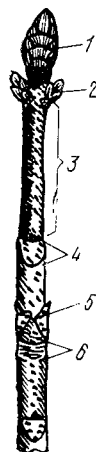


Рис. 3. Побег конского каштана без листьев:

1 — верхушечная почка; 2 — боковая (пазушная) почка; 3 — междоузлие; 4 — листовый рубец (место прикрепления опавшего листа); 5 — узел; 6 — место прикрепления опавших чешуй почки (по П. Л. Богданову, 1961)

хорошо заметны, побег называют удлиненным. Если же междоузлия короткие и мало заметны, а листья скручены или располагаются пучком, побег называется укороченным. На укороченных побегах часто располагаются цветки, а затем плоды, как например

у яблони, груши, осины, рябины. Часто побеги бывают настолько укорочены, что их трудно обнаружить. Так, у лиственницы большая часть хвои расположена именно на укороченных побегах пуч-

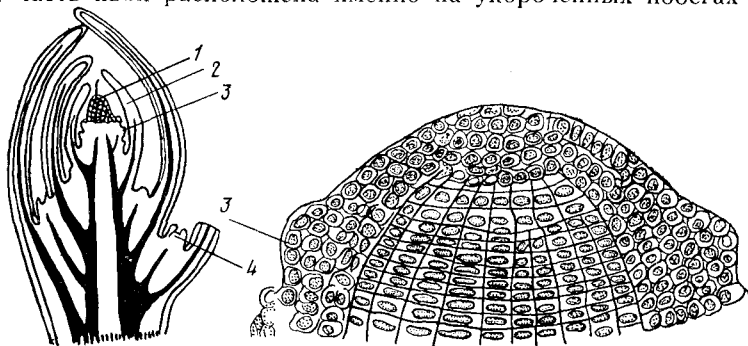


Рис. 4. Конус нарастания дерева в высоту:

1 — конус нарастания; 2 — почечные чешуйки, защищающие конус нарастания; 3 — зачаточные листья; 4 — пазушная (боковая) почка: справа вид конуса нарастания под микроскопом (по В. В. Суворову, 1971, с изменениями)

ками. У сосны тоже вся хвоя сидит на укороченных побегах — по две хвоинки.

Боковое ветвление ствола осуществляется разными способами. Моноподиальное нарастание отличается тем, что боковые оси (ветви) растут слабее, чем несущая их главная ось, которая все время нарастает за счет развития верхушечной почки и сильно отличается от боковых. Боковые ветви образуются по одной в каждом узле, или по две, или они образуют так называемую мутовку, особенно хорошо заметную у сосны. У нее мутовки образуются ежегодно по одной, так что, сосчитав количество мутовок, можно точно определить возраст дерева, прибавив к количеству образовавшихся мутовок 2 первых года, когда мутовки еще не образуются. Если нижние мутовки с возрастом правильно увеличиваются в длину, а рост молодых постепенно

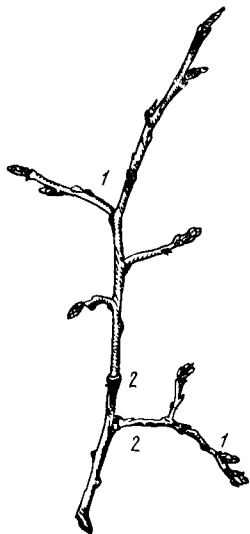


Рис. 5. Трехлетняя ветка вяза. Календарные годы четко отделяются кольцевыми валиками — следами от опавших чешуек верхушечных почек (1—2) — по В. П. Тимофееву, 1953

уменьшается с высотой дерева, то получается коническая форма кроны, как у ели, пихты. Моноподиальный тип нарастания легко определить по молодым побегам после образования на их вершине новых почек. Самая верхняя почка, распускаясь на следующий год,

продолжает рост главной оси. Такой тип нарастания бывает у всех хвойных, а из лиственных — у дуба, ясеня.

Другой тип нарастания побега — симподиальный. При этом нарастании главная ось стебля растет только один год. Затем верхушечная почка замирает, и рост дерева продолжается за счет боковой оси, которая развивается на следующий год из ближайшей к верхушке пазушной почки, занимающей теперь ведущее положение. При этом многолетние, на внешний вид совершенно прямые стволы деревьев представляют собой не одну главную ось, а составную, образованную из осей разного порядка. Таким нарастанием характеризуется большинство наших лиственных деревьев. Оно значительно обогащает общее строение кроны. Этот тип нарастания можно обнаружить по тому признаку, что почка, сидящая на верхушке молодого побега, является пазушной. Она сидит в пазухе листа, а при его опадении у ее основания легко обнаружить листовой рубец. Это хорошо видно на побегах липы, вяза, ивы.

Ложнодихотомическое нарастание представляет собою частный случай симподиального и наблюдается у деревьев с супротивным расположением листьев. Если от одного узла отходят сразу два листа, то и пазушные почки располагаются в этом случае супротивно. Верхушечная почка может нарастать и образовывать главную ось побега несколько лет. Затем она замирает или образует соцветие, а две супротивно расположенные пазушные почки развиваются в боковые побеги и образуют развилину. При ложнодихотомическом нарастании на вершине молодого побега часто имеются две хорошо развитые пазушные почки, а верхушечная очень слабо развита или уже отмершая. Этот тип ветвления имеется у клена, сирени, калины (рис. 6).

Важным органом всякого растения является лист. В нем осуществляется важнейший физиологический процесс — фотосинтез, о котором подробнее будет сказано дальше. Через листья дерево испаряет воду, что способствует интенсивной деятельности корней, а также предохраняет себя от перегрева. Листья формируются только на годичных побегах дерева. Функциям листа соответствует и его внешнее и внутреннее строение. Это орган плоскостной симметрии, что обеспечивает ему большую поверхность соприкосновения с воздухом и поглощение света. Для бесперебойного снабжения водой и оттока образующихся углеводов лист имеет развитую проводящую систему в виде густой сети разветвленных жилок.

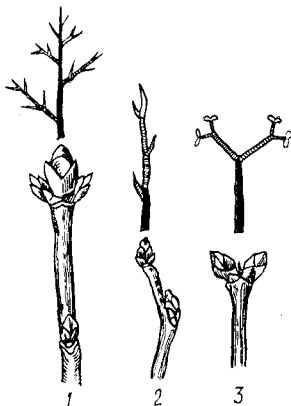


Рис. 6. Типы ветвления стебля:

1 — моноподиальное нарастание; 2 — симподиальное; 3 — ложнодихотомическое; вверху схемы нарастания, внизу общий вид побегов (по П. Л. Богданову, 1961)

Лист образуется в почке из ткани конуса нарастания побега. На некотором расстоянии от верхушки конуса нарастания на его поверхности появляются боковые складки — так называемые первичные бугорки конуса нарастания. Они и являются зачатками листьев. Лист сначала растет своей верхушкой, а затем — основанием. Он состоит из следующих частей: пластинки, черешка, нижняя, расширенная часть которого называется влагалищем, и прилистников. Однако не всегда все эти части присутствуют в одном листе. Наиболее важная часть — пластинка листа. Именно в ней осуществляются все важнейшие функции листа (фотосинтез и др.), поэтому пластинка развивается всегда. Что же касается остальных частей, то они могут быть или развитыми слабо, или отсутствовать совсем. Лист может быть черешковым и сидячим. Основание и черешок листа соединяют лист со стеблем. Черешок является до некоторой степени и органом ориентировки листа по отношению к свету. Он способствует ослаблению ударов дождя, града по листовой пластинке, напора ветра. Обычно черешок имеет форму желобка или плоскую. У листьев с небольшой поверхностью, удлиненных, не оказывающих большого сопротивления ветру и дождю, черешок обычно короткий, у листьев же широких, с большой поверхностью, легкоподвижных черешок длинный. Это хорошо видно на листьях клена, тополей и особенно осины, которую за большую подвижность листьев называют тополем дрожащим.

Прилистники — особые выросты у основания листа, имеющие обычно форму дополнительных пластинок. Они всегда парные и могут иметь форму пленочек, чешуек, щетинок, колючек. У многих древесных пород прилистники закрывают и защищают листья в почке, так как они развиваются раньше и обычно бывают крупнее, чем молодые листья. При распускании почек прилистники опадают в виде бурых или желтых пленочек. Это хорошо можно наблюдать во время распускания почек липы, осины, дуба, березы, бука, яблони, черемухи. У розы, рябины прилистники сохраняются и на взрослом листе в виде пластинок, способных к фотосинтезу.

На пластинке каждого листа хорошо видны многочисленные жилки, особенно с нижней стороны или при рассмотрении листа на свет. Как уже отмечалось, жилки служат для проведения в лист воды, осуществляют отток из листа в стебель образовавшихся органических веществ. В совокупности жилки являются твердым остовом («скелетом») для мягкой ассимиляционной ткани листа. Все жилки листа проходят в черешок. Распределение жилок в листе и способ их ветвления не одинаковы у разных растений и являются характерным признаком для крупных групп растений. Существует несколько типов жилкования листьев. Перистонервное жилкование — когда главная жилка листовой пластинки перисто ветвится и образует боковые жилки первого порядка, которые в свою очередь имеют сеть мелких жилок, соединяющихся своими тонкими окончаниями и образующих таким образом сетчатую проводящую систему листа. Такое жилкование у очень многих де-

ревьев: дуба, березы, ивы, тополей, яблони, груши и др. Если в листовой пластинке образуется сразу несколько одинаковых жилок, расходящихся радиально, то такое жилкование называется пальчатонервным. Каждая жилка ветвится самостоятельно на мелкие разветвления, соединяющиеся между собою и образующие петли. Такое жилкование у листьев клена, липы, осины.

Форма листьев и листовых пластинок весьма разнообразна. Прежде всего различаются листья простые, имеющие одну листовую пластинку, хотя бы и сильно расчлененную, и сложные, состоящие из нескольких пластинок — листочков, прикрепляющихся особыми сочленениями к общему черешку листа. При отмирании во время листопада сложный лист всегда распадается на отдельные листочки, чего не бывает у простых листьев как бы сильно они ни были расчленены. Сложные листья имеют акация, рябина, шиповник, каштан конский. Простые листья по степени расчлененности подразделяются на группы. Листья, у которых пластинка не имеет вырезов, например, у березы, липы, яблони и др., называются цельными. У лопастных листьев пластинка имеет вырезы, доходящие до половины расстояния между краем листа и средней жилкой, как у дуба, клена остролистного, смородины, калины.

Листья располагаются на стебле в определенном порядке, характерном для данного вида. У большинства деревьев листья располагаются в узлах поодиночке. Такое листорасположение называется очередным, или спиральным, поскольку листья на стебле относительно друг друга расположены по спирали. Если же от узла отходят сразу два листа, располагаясь друг против друга, то такое листорасположение называется супротивным, например у клена, сирени, ясени, крапивы глухой.

Важнейший орган дерева — корень. Зачаток его имеется уже в зародыше растения. При прорастании семени он обычно первым появляется из-под кожуры и усиленно растет, углубляясь в почву. В это время рост корня, как правило, во много раз превосходит рост побега. Направление роста корня, его формирование и развитие находятся в полной зависимости от его основных функций и той среды, где происходит жизнедеятельность корня. Основная функция корня — всасывание из почвы воды и минеральных солей, а также закрепление растения в почве, что особенно важно для деревьев. Механическая функция корня достигается его сильной ветвистостью и таким расположением механических элементов в корне, при котором он лучше противостоит разрыву, что очень важно при закреплении в плотном субстрате, какой является почва. Важная функция корня состоит в том, что в его тканях происходит образование ряда веществ, необходимых для синтеза белков клеток растения.

Появившийся при прорастании семени корешок, развиваясь, в дальнейшем образует главный корень. Переходная зона между зародышевым стеблем (гипокотилем) и главным корнем называется корневой шейкой. Главный корень скоро начинает ветвиться

и давать боковые корни первого порядка, которые в свою очередь образуют боковые корни второго порядка, а те — третьего и т. д. (см. рис. 1). Совокупность главного и боковых корней всех порядков до мельчайших разветвлений называется корневой системой растения.

Главный корень всегда растет вниз, независимо от того, прорастает ли семя в почве или находится в подвешенном состоянии во влажной атмосфере. В любом положении он изгибается и направляется отвесно вниз. Такое явление называется положительным геотропизмом корня и объясняется действием на корень силы земного притяжения. Боковые корни первого и второго порядков растут наклонно вниз или горизонтально. Корни третьего и остальных порядков растут во всех направлениях. При ветвлении корня внутри него образуется зачаток бокового корня, который появляется наружу, проходя через его поверхностные ткани. Такое образование корней называется эндогенным (внутриродным) в отличие от экзогенного (наружного), как, например, при образовании листьев из бугорков конуса нарастания, которое мы только что рассматривали.

Корни никогда не образуют листьев, но иногда (как мы скоро узнаем) образуют придаточные почки. У многих растений корни могут образоваться на стебле. Такие корни называются придаточными. Они играют большую роль в жизни растения. Значительно увеличивая корневую систему, они могут полностью заменить отмерший главный корень, образовать корневую систему при вегетативном размножении растений побегами, черенками. Например у пальм, достигающих крупных размеров, корневая система образуется из многочисленных придаточных корней; у некоторых древесных пород (ивы корзиночной, тополя) зачатки придаточных корней развиваются и сохраняются уже готовыми в стеблях. Именно поэтому отрезки стебля (черенки) таких пород легко укореняются, что используется при их вегетативном размножении. У многих древесных пород (тополя, ивы, липы, клена) при засыпании стволов землей даже у крупных деревьев на стволе появляется много придаточных корней. То же происходит на стволах тополя осокоря и ивы при длительном затоплении в поймах рек. У некоторых деревьев и кустарников ветви, касающиеся почвы, образуют придаточные корни и начинают развиваться самостоятельно. Так, вегетативно размножаются в естественных условиях смородина, черемуха, липа, а из хвойных — пихта, а иногда даже ель.

На корнях многих растений образуются (эндогенно, как и боковые корни) почки, которые дают надземные облиственные побеги — корневые отпрыски, или корневую поросль. Такие почки называются придаточными. Из древесных пород хорошо размножаются корневыми отпрысками осина, тополь, ивы, ольха серая, акация белая, сирень, вишня, слива.

Соотношение между ростом главного и боковых корней определяет общую форму и характер корневой системы. При преоблада-

нии роста главного корня образуется стержневая корневая система (дуб, ясень, сосна). При слабом росте главного корня и более сильном боковых и придаточных корней образуется ветвистая или кистевая корневая система (некоторые кустарники, пальмы).

У деревьев в зависимости от их вида и условий местопроизрастания различают несколько типов корневых систем: глубокие и поверхностные. Корневая система называется стержневой глубокой, если главный корень развит сильнее боковых и идет на значительную глубину (дуб, ясень, сосна). Если боковые и придаточные корни развиваются так же, как главный, или даже сильнее, густо разветвляясь на концах (береза, осина, кустарники), то корневая система ветвистая глубокая. В том случае, если главный корень идет на значительную глубину, а боковые или придаточные располагаются у поверхности почвы (сосна на песках, осина на легкой плодородной почве), корневая система является комбинированной.

КЛЕТОЧНОЕ СТРОЕНИЕ ДЕРЕВА

Сейчас, пожалуй, никто уже не сомневается в том, что любой живой организм, будь то животное или растение, в том числе и дерево, построен из клеток. Однако доказать это удалось всего каких-нибудь 100 с лишним лет назад, намного позже того, как братьями Янсен (Хржановский, 1969) был изобретен микроскоп (1610 г.), Роберт Гук (Крашенинников, 1937) его значительно усовершенствовал и впервые рассмотрел и зарисовал клеточное строение обыкновенной бутылочной пробки (1665 г.). Клеточная теория была создана Шлейденом и Шванном в 1838 году (Хржановский, 1969).

Световой микроскоп не позволяет увидеть предмет, размеры которого меньше длины световой волны видимого света (3—6 десятитысячных миллиметра). Открытый в 1955 году электронный микроскоп основан на использовании волн потока электронов. Он позволяет различать частицы величиной в 3 ангстрема (1 ангстрем составляет 1 десятиллионную долю миллиметра). Если световой микроскоп позволил открыть клеточное строение организмов, то с помощью электронного микроскопа были обнаружены тончайшие сложные внутренние структуры клеток.

Каждая растительная клетка имеет свою собственную оболочку. Оболочки соседних клеток связаны между собой особым межклеточным веществом, образуя таким образом его ткани и органы (рис. 7). Если искусственно разрушить это межклеточное вещество, не повреждая самих оболочек, то вся ткань распадется на отдельные клетки. Такой прием, наглядно доказывающий клеточное строение растений (в том числе и дерева), получил название мацерации. В зависимости от состава межклеточного вещества прочность связи соседних клеток друг с другом бывает различной.

Например, клетки спелой мякоти арбуза настолько слабо связаны друг с другом, что легко отслаиваются одна от другой, стоит лишь слегка нажать кончиком скальпеля на комочек ткани из этого плода. Клетки же древесины, наоборот, так прочно связаны между собой, что для отделения их друг от друга приходится применять очень сильные химические реактивы.

Все клетки, составляющие дерево, можно по форме разделить на паренхимные, у которых длина равна или незначительно (в 2—3 раза) превышает ширину, и прозенхимные, в виде длинных узких волокон с заостренными концами. Длина у этих клеток может превышать ширину в сотни раз. Паренхимные клетки обычно живые, с тонкими эластичными оболочками, содержащими цитоплазму и ядро.

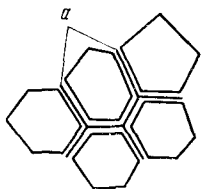


Рис. 7. Группа клеток, соединенных между собой межклеточным веществом (а)

Прозенхимные же клетки часто имеют толстые одревесневшие оболочки. Живое содержимое некоторых таких клеток может быстро отмирать и они заполняются воздухом. Размеры клеток составляют в среднем от 10 до 100 микрон.

СТРОЕНИЕ КЛЕТКИ

Каждая живая клетка состоит из наружной оболочки и внутреннего содержимого — протопласта. Основная часть протопласта — цитоплазма (протоплазма), в которую погружены остальные части клетки, называемые органами, — ядро, пластиды, митохондрии, рибосомы и др. (рис. 8).

В цитоплазме обычно имеются вакуоли — полости, заполненные водянистым содержимым — клеточным соком, состоящим из воды и растворов органических и минеральных веществ.

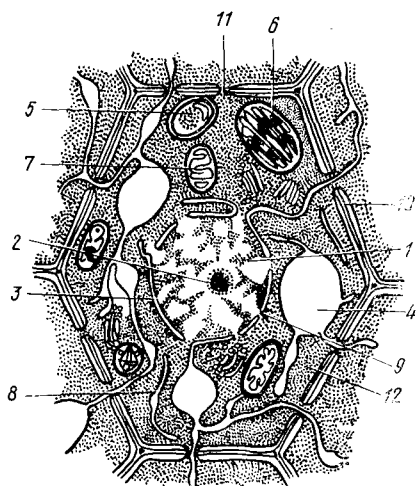


Рис. 8. Схема строения растительной клетки под электронным микроскопом: 1 — ядро; 2 — ядрышко; 3 — ядерная оболочка; 4 — вакуоля; 5 — лейкопласт; 6 — хлоропласт; 7 — митохондрия; 8 — эндоплазматическая сеть; 9 — пора в ядерной оболочке; 10 — клеточная оболочка; 11 — пора в оболочке клетки; 12 — цитоплазма (протоплазма)

Цитоплазма (протоплазма)

Под обычным световым микроскопом цитоплазма видна как прозрачная полужидкая слизь, не имеющая никакой внутренней структуры. Химический состав и физические свойства цитоплазмы весьма сложны. Полужидкое ее состояние зависит от насыщенности водой. На долю воды в жизнедеятельной цитоплазме приходится до 90% от ее состава. В покоящихся же органах, какими являются, например, семена, цитоплазма имеет вид высохшего студня. Содержание воды в ней при этом составляет в среднем от 5 до 15%. Стоит такие семена намочить, как их цитоплазма приобретает достаточную обводненность и переходит в состояние активной жизнедеятельности.

Основными веществами, составляющими цитоплазму, являются белки и среди них нуклеопротеиды (белки, соединенные с нуклеиновыми кислотами). Это показывает ведущую роль белков во всех жизненных процессах. По образному выражению Ф. Энгельса: «Жизнь — это способ существования белковых тел, существенным моментом которого является *постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой*, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка»¹.

Кроме белков, в состав цитоплазмы входит еще около полутора десятков различных веществ, из которых мы назовем здесь лишь липоиды — жироподобные вещества, играющие очень важную роль в жизни клетки, и углеводы, служащие материалом для дыхания живой клетки.

Уже давно предполагалось наличие в цитоплазме чрезвычайно тонкой структуры, невидимой под световым микроскопом. Предположение это вытекало уже из того факта, что в цитоплазме одновременно, не мешая друг другу, могут идти такие противоположные процессы, как создание и распад веществ, их окисление и восстановление и т. д. Это возможно лишь при пространственном разделении подобных процессов.

Электронный микроскоп помог открыть в клетке совершенно особые по своим свойствам образования — мембраны. Это тончайшие пленки из липоидов, связанных с двумя слоями белка (рис. 9). Мембрана окружает цитоплазму каждой живой клетки, ограничивает каждую отдельную органеллу (ядро, пластиды, митохондрии и др.). Толщина мембраны всего 100 ангстрем. Спаренные мембраны в виде канальцев, пузырьков, трубочек, полостей, связанных между собой в более или менее непрерывную сеть, густо пронизывают всю цитоплазму, разделяя ее на бесчисленное количество мельчайших ячеек (см. рис. 8). Вся эта связанная цепь мембран получила название эндоплазматической (внутриплазменной) сети.

¹ Энгельс Ф. Диалектика природы. М., Госполитиздат, 1952, с. 244.

Таким образом, эндоплазматическая сеть, построенная из спаренных мембран, создает сложную внутреннюю структуру цитоплазмы.

Но мембраны не являются лишь пассивными перегородками, отделяющими одну ячейку от другой или различные органеллы клетки друг от друга. Их свойство состоит в способности к разнообразным обменным ферментативным процессам и в строгой избирательной проницаемости. В цитоплазме в течение 1 секунды возникают сот-

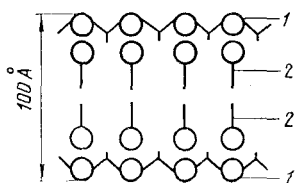


Рис. 9. Схема строения элементарной клеточной мембраны:

1 — белковые молекулы; 2 — молекулы жироподобного вещества липида (по Н. С. Киселевой, 1971)

ни самых разнообразных реакций с образованием множества промежуточных и конечных продуктов. Мембраны, обладая избирательной проницаемостью, для одних веществ являются барьерами, для других — воротами. Делают они это быстро, совершенно безошибочно, с поразительной четкостью и оперативностью по всей клетке. Мембрана лежит в основе не только эндоплазматической сети цитоплазмы, но и внутреннего строения всех частей и органелл клетки.

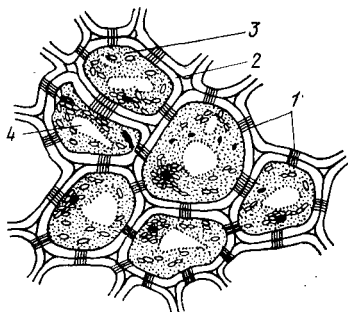


Рис. 10. Схема соединения живого содержимого растительных клеток через плазмодесмы:

1 — плазмодесмы; 2 — оболочка клетки, 3 — цитоплазма, 4 — вакуоля (по В. В. Суворову, 1971)

Цитоплазма связывает ядро и все клеточные органеллы в единое целое и обеспечивает их взаимодействие друг с другом. В цитоплазме и ее органеллах происходят все основные процессы, характеризующие жизнь клетки: создание сложных и разнообразных органических веществ, дыхание, рост, движение. Цитоплазма обладает и свойством, присущим всему живому, — раздражимостью. Об интенсивной жизнедеятельности цитоплазмы говорит ее по-

стоянное движение, ускоряющееся с повышением температуры и освещенности. Если поместить под микроскоп лист водного растения элодея, то можно видеть перемещение вдоль стенок клеток зеленых телец — хлоропластов, увлекаемых движущейся цитоплазмой. Абсолютная скорость этого движения не превышает скорости перемещения минутной стрелки часов, но по сравнению с микроскопическими размерами самой клетки такая скорость довольно значительна. Движение цитоплазмы тесно связано с превращением веществ и энергии в растительной клетке.

Тонкие нитевидные образования (тяжи) толщиной всего лишь в десятые доли микрона соединяют между собой протопласты со-

седних клеток, проходя через поры в оболочках. Эти структуры представляют собой нити цитоплазмы — плазмодесмы (от греческого десмос — нить), связывающие между собой живое содержимое всех клеток растения в единый организм (рис. 10). Через плазмодесмы передается процесс раздражения от одного участка растения на другой. Так, стоит лишь прикоснуться к одному из парных листочков мимозы стыдливой, как начинают складываться и другие, которых мы не касались. Складывается и тройчатый лист кислички, растущей в наших еловых лесах, если осторожно дотронуться до одного из трех составляющих его листочков (рис. 11).

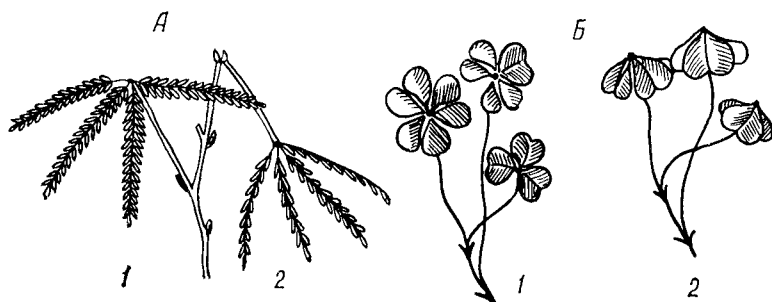


Рис. 11. Ветка стыдливой мимозы (А) и кислички (Б):

1 — первоначальное положение листьев; 2 — складывание листьев в результате полученного раздражения от прикосновения (по П. А. Генкелю, 1962)

Рибосомы

В цитоплазме и на поверхности ее эндоплазматической сети расположены многочисленные мельчайшие тельца, имеющие вид зернышек и состоящие из белка и нуклеиновых кислот, — рибосомы. Размеры их составляют всего 150 ангстремов. В рибосомах осуществляется важнейший синтез — создание белков клетки.

Ядро

Ядро всегда погружено в цитоплазму. В молодой клетке оно занимает центральное положение, во взрослой располагается в слое цитоплазмы у оболочки клетки. Обычно ядро имеет округлую форму с диаметром 10—20 микрон. Снаружи оно одето оболочкой в виде двойной мембраны. Ядерная оболочка образует выросты, дающие начало уже известной нам эндоплазматической сети, пронизывающей всю цитоплазму (см. рис. 8). Внутри ядра находятся плазма ядра (кариоплазма) и ядрышко. Кариоплазма содержит жидкую часть — ядерный сок и твердую — хроматин, содержащий нуклеопротейды (соединения белков с нуклеиновыми кислотами). В ядре содержится дезоксирибонуклеиновая кислота (или сокращенно ДНК). В ядрышке находится рибонуклеиновая кислота (РНК), играющая важную роль в синтезе белка.

Цитоплазма и ядро — важнейшие части клетки. Именно они в конечном счете осуществляют всю ее жизнедеятельность. Известно, что размножение клеток происходит путем их деления. Каждая новая дочерняя клетка образуется в результате деления материнской клетки. Поэтому весь жизненный цикл клетки можно разбить на два периода: деление и период между двумя делениями. Деление клетки всегда начинается с деления ядра. При этом в нем из хроматина возникают особые палочковидные тельца, хорошо красящиеся основными красителями. Поэтому тельца эти были названы хромосомами, что означает «красящиеся тельца». Число хромосом, а также их форма являются строго постоянными для каждого вида организма. Так, в ядре клеток лука столового находится 16 хромосом, твердой пшеницы — 28, мягкой — 42, сосны — 24, папоротника — 100. В ядре клеток обычно содержится двойной набор хромосом — отцовский и материнский. В хромосомах заключены наследственные зачатки клеток данного вида, от которых в дальнейшем будет зависеть развитие тех или других наследственных признаков растения.

Итак, ядро является носителем наследственности. Именно поэтому деление клетки всегда начинается с деления ядра. При этом наследственные свойства материнской клетки передаются дочерним клеткам. Но роль ядра этим не ограничивается. Оно управляет всей жизнедеятельностью клетки. Это подтверждается тем, что при удалении ядра из клетки она довольно скоро погибает.

Пластиды

В цитоплазме растительных клеток находятся близкие к ней по физическим и химическим свойствам особые белково-липидные тельца — пластиды, имеющие сложную мембранную структуру. В них могут образовываться особые окрашенные вещества — пигменты. Смотря по тому, какие именно пигменты содержатся в них, а также в зависимости от выполняемой функции пластиды могут быть трех категорий: зеленые (хлоропласты), красные и оранжевые (хромопласты) и бесцветные (лейкопласты).

Хлоропласты

Хлоропласты имеют овальную форму и содержат зеленый пигмент хлорофилл. Именно хлоропласты клеток и придают зеленую окраску листьям и молодым зеленым побегам. Под микроскопом сплошная зеленая окраска листа состоит из множества зеленых телец — хлоропластов. В каждой клетке, в зависимости от вида рас-

тения, содержится в среднем от 10 до 30 и более хлоропластов. Диаметр каждого из них составляет 4—9 микрон.

Строение хлоропласта под электронным микроскопом оказалось очень сложным. Снаружи он одет двойной наружной мембраной (оболочкой). Внутри оболочки (стромы) хлоропласта видны гранулы, или граны, каждая из которых представляет собой пачку мембран (рис. 12). Между собой граны связаны межгранными каналами ламеллами. В гранях содержится хлорофилл.

Роль хлоропластов очень велика. В них происходит сложнейший и важнейший на Земле процесс — фотосинтез, при котором из углекислоты и воды за счет энергии поглощаемых хлоропластами солнечных лучей образуется углевод (глюкоза) и одновременно в воздух выделяется свободный кислород. Таким образом, хлорофилл обладает удивительным свойством поглощать солнечные лучи и перерабатывать их в энергию химических связей органического веще-

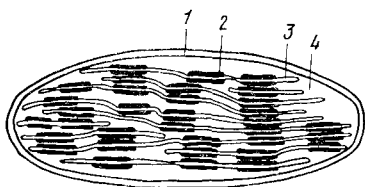


Рис. 12. Схема строения хлоропласта под электронным микроскопом:

1 — наружная оболочка (строма); 2 — граны (пачка мембран), содержащая зеленый пигмент хлорофилл; 3 — межгранные каналы (ламеллы); 4 — внутренняя строма (по В. Д. Рошдиной, 1970)

ства. Как видим, хлоропласты являются энергетическими центрами клетки. В результате фотосинтеза в хлоропластах образуется глюкоза, которая может полимеризоваться здесь в виде крупинок первичного крахмала.

Хромопласты

Обычно хромопласт обнаруживают в плодах и цветках. Они содержат пигменты: оранжево-красный каротин (от латинского названия моркови «даукус карота», в подземной части — корнеплоде — которой он впервые был найден и где содержится в большом количестве) и желтый ксантофилл. Если взять небольшой кусочек мякоти спелого плода рябины или боярышника, поместить в каплю воды и рассмотреть под микроскопом, то в клетках будут видны оранжево-красные тельца. Это и есть хромопласты, от которых зависит цвет плода (так же как цвет листа от присутствия хлоропластов). Как и хлоропласты, хромопласты имеют белково-липидную основу (строму). Форма их определяется характером кристаллов, в виде которых содержатся пигменты, и поэтому она бывает округлой, угловатой.

Хромопласты могут образоваться из хлоропластов. Именно этим объясняется изменение окраски созревающих плодов рябины, боярышника, а также осеннее пожелтение листьев деревьев. Такие

ярко окрашенные плоды привлекают птиц и животных, которые поедают их, способствуя этим распространению семян. В этом и состоит, по-видимому, биологическая роль хромопластов.

Лейкопласты

Лейкопласты — бесцветные пластиды шаровидной формы. Диаметр их составляет 3—10 микрон. В строме лейкопласта откладывается запасной крахмал, образующийся при помощи ферментов из притекающего к ним сахара. Много лейкопластов обнаруживается в живых клетках запасующих органов растений — семенах, клубнях, корнях и др.

Митохондрии

Как и пластиды, митохондрии находятся в цитоплазме. Это разнообразны по форме тельца длиной в 2 микрона и шириной в 0,5 микрона. В клетке их бывает несколько сотен. Снаружи митохондрия одета двухслойной мембраной, внутренний слой которой образует выросты (кristы), направленные перпендикулярно поверхности митохондрии, что сильно увеличивает ее внутреннюю поверхность (см. рис. 8). Считается, что в кристах митохондрий вмонтированы ферменты, регулирующие скорость протекания химических реакций, главным образом дыхания.

Митохондрия — второй постоянно действующий энергетический центр клетки. Однако энергия здесь образуется за счет окисления готовых органических веществ (углеводов) в процессе дыхания. Все обменные реакции клетки протекают при помощи энергии, вырабатываемой и накапливающейся митохондриями.

Вакуоли и клеточный сок

Молодые клетки обычно бывают сплошь заполнены цитоплазмой. В процессе роста клетки из мелких пузырьков цитоплазмы образуются полости — вакуоли, заполненные водянистым содержимым — клеточным соком. Число вакуолей постепенно увеличивается, они начинают сливаться друг с другом, занимая все больший и больший объем. В конце-концов во взрослой растительной клетке цитоплазма оттесняется вакуолью к оболочке в виде тонкого слоя. Всю же основную часть клетки заполняет одна большая вакуоля с клеточным соком (рис. 13).

Главной составной частью клеточного сока является вода, в которой содержится большое количество различных веществ. Это

прежде всего углеводы (сахара), алкалоиды (никотин, хинин и др.), глюкозиды (соединения сахара со спиртом), отличающиеся горьким вкусом и специфическим запахом (у полыни, горчицы и др.). Клеточный сок содержит дубильные вещества таниды (сложные органические вещества, вяжущие на вкус). Особенно много дубильных веществ в клетках коры дуба, ивы, ели. Дубильные вещества используются для получения дубильных экстрактов. В состав клеточного сока входят органические кислоты: яблочная, щавелевая, лимонная. Именно их содержанием объясняется кислый вкус листьев и плодов растений. В клеточном соке содержатся некоторые пигменты, из которых наиболее часто встречается антоциан (от слов «антос» — цветок, «кианос» — голубой). От присутствия анто-

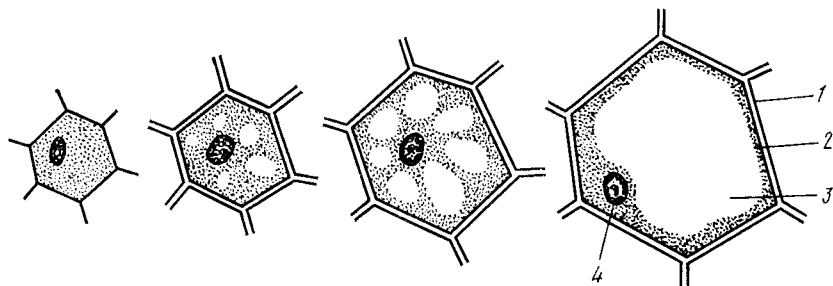


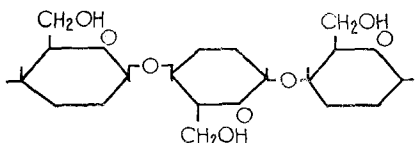
Рис. 13. Схема постепенного образования вакуолей в растущей клетке: 1 — оболочка клетки; 2 — узкий слой цитоплазмы (протоплазмы), прилегающий изнутри к оболочке; 3 — вакуоля с клеточным соком; 4 — ядро (по Л. И. Курсанову, 1966)

циана зависит окраска чешуи у красного лука, лепестков цветков (анютины глазки, незабудка и др.), а также листьев у бука американского, дуба красного, клена татарского и др. Клеточный сок содержит минеральные соли фосфорной кислоты (фосфаты), азотной (селитра) и др. Наконец, в клеточном соке встречаются твердые отложения — кристаллы щавелевокислой извести. В процессе жизнедеятельности растения образуются иногда продукты, накопление которых грозило бы растению отравлением. Одним из таких продуктов является щавелевая кислота. Соединяясь с солями кальция, она образует кристаллы щавелевокислого кальция (извести). Эти продукты накапливаются в клетке, и только при ее отмирании растение освобождается от подобных, уже использованных веществ.

Таким образом, вакуоли имеют большое значение для живой клетки. Вещества вакуолей дают строительный материал для построения клетки и ее частей. Вакуоля служит резервом водного тока в клетке, она является местом сбора отходов клетки.

Оболочка клетки

Клетки всех растений имеют оболочку. Она придает определенную форму каждой клетке, выполняет опорную и защитную функции, предохраняя нежный протопласт от повреждения и обезвоживания и является обязательной составной частью клетки. Различная толщина оболочки позволяет клеткам выполнять разные функции. Оболочка играет важную роль и в поглощении веществ клеткой. Большое значение имеет оболочка в жизни деревьев. Ведь древесина каждого ствола состоит из клеток с прочными одревесневшими оболочками. Клеточная оболочка образуется цитоплазмой и возникает сразу после деления клеток. Химический состав ее пред-



ставляет сразу после деления клеток. Химический состав ее пред-

Рис. 14. Схема строения молекулы клетчатки (целлюлозы) по Н. С. Киселевой (1971)

ставлен различными углеводами и главным образом клетчаткой или целлюлозой с химической формулой $(C_6H_{10}O_5)_n$. Это углевод, представляющий собой цепочку, звеньями которой являются молекулы глюкозы, соединенные между собой через кислород (рис. 14). Знаком n в формуле обозначено общее число молекул глюкозы (их может быть 1000 и более).

В целом строение клеточной оболочки очень сложное. Оно напоминает структуру стального троса, сплетенного из бесчисленного

количества мельчайших прядей, каждая из которых состоит в свою очередь из множества тончайших проволок. Прежде всего молекулы целлюлозы, представляющие собой, как уже отмечалось, цепочки из глюкозы, соединены в пучки, называемые мицеллами. В мицелле цепочки клетчатки неплотно примыкают друг к другу, обра-

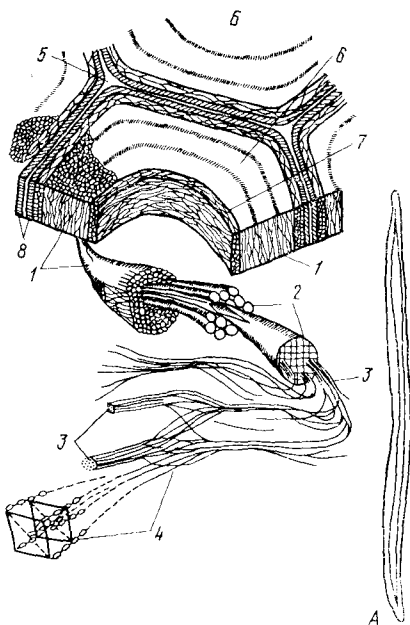


Рис. 15. Схема строения клеточной оболочки:

А — отдельное волокно из древесины; Б — последовательные изображения фибрилл, микрофибрилл, мицелл и цепочек целлюлозы;

1 — фибриллы; 2 — микрофибриллы; 3 — мицеллы; 4 — цепочки из клетчатки (целлюлозы); 5 — межклеточный слой (средняя пластинка); 6 — вторичный слой оболочки; 7 — внутренний слой вторичной оболочки (третичный слой); 8 — первичный слой оболочки (по В. Г. Хрижановскому, 1969)

зую межмицеллярные пространства, заполненные водой и различными веществами (лигнин, суберин, кутин, запасная клетчатка, гемицеллюлоза и др.), входящими в состав клеточной оболочки и придающими ей различные свойства. Мицеллы соединены в еще более крупные пучки — микрофибриллы, они в свою очередь — в макрофибриллы, а те — в фибриллы (рис. 15).

Физические свойства оболочки соответствуют ее строению. Груз, который выдерживает отдельное волокно оболочки, составляет у разных растений от 12 до 25 килограммов на 1 квадратный миллиметр поперечного сечения, т. е. больше, чем соответствующая нагрузка для железа и даже для стали. Недаром вся оснастка знаменитых папирусных лодок «Ра-1» и «Ра-2», построенных известным мореплавателем Туром Хейердалом, была сделана из веревочных канатов, состоящих из клетчатки. Такие канаты смогли противостать самым жестоким штормам во время длительного плавания через океан. Да и сам папирус лодок представляет собой клеточные оболочки. Если же сравнивать работу на изгиб, то любая самая прочная сталь не идет ни в какое сравнение с клеточной оболочкой. Стальная проволока легко ломается, если ее перегнуть несколько раз. Изделия же из клетчатки (льняные и хлопчатобумажные ткани) выдерживают длительную носку с бесконечными перегибами во время стирки, отжимания и особенно глажения. Клетчатка оказалась весьма стойкой к действию кислот и щелочей, а также высокой температуре. Она может быть нагрета без разложения до 200 градусов.

Структура оболочки растительной клетки формируется постепенно. Первичная оболочка в процессе дифференцирования клетки утолщается за счет слоев вторичной оболочки, образуемой цитоплазмой клетки.

Рост и утолщения оболочки

Оболочка клетки растет в двух направлениях: в плоскостном (при росте клетки в длину) и в толщину. Рост оболочки в плоскостном направлении состоит в постоянном внесении новых порций микрофибрилл, а ранее отложенные скользят при этом относительно друг друга. Рост оболочки в толщину происходит путем наложения, т. е. пряди молекул клетчатки откладываются цитоплазмой на внутреннюю поверхность оболочки так, что наращивание идет слоями в центростремительном направлении. Обычно в толщину оболочка растет после окончания роста в поверхность.

Толщина оболочки не бывает одинаковой по всей ее внутренней поверхности. Закончившая рост оболочка имеет более толстые и менее утолщенные участки. Существует два типа неравномерного внутреннего утолщения клеточной оболочки. Утолщения называются скульптурными, если утолщены лишь отдельные места, занимающие меньшую часть оболочки. Они бывают столь разнообразными, что сочетание утолщенных и тонких участков клеточной

стенки образует весьма сложный узор. Наиболее часто встречаются следующие типы утолщений клеточной оболочки: кольчатые, спиральные, лестничные и сетчатые. Это означает, что местные утолщения оболочки имеют соответственно вид колец, расположенных

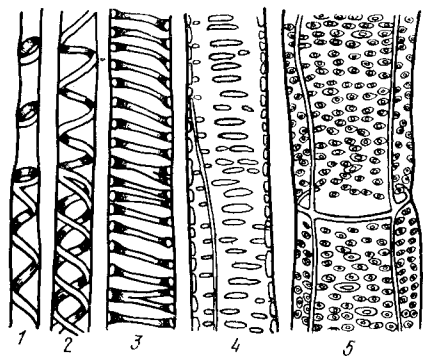


Рис. 16. Различные типы скульптурных утолщений клеточной оболочки в сосудах:

1 — спирально-кольчатые; 2 — спиральные; 3 — спиральные утолщения в разрезе; 4 — лестничные; 5 — пористые или точечные (по Н. С. Киселевой, 1971)

более или менее перпендикулярно продольной оси клетки, одной или двух параллельных лент, идущих по спирали, лестничных ступеней, утолщенной сети. Подобные местные утолщения оболочки встречаются в так называемых сосудах — водопроводящих элементах — полых трубках с одревесневшими стенками, образованных из продольных рядов клеток растворением их поперечных перегородок в процессе развития сосуда, а также в трахеидах (рис. 16). Такие сосуды и трахеиды проводят воду и растворенные минеральные соли от корней по древесине ствола к жилам листьев. В том случае, если утолщенные участки

занимают большую часть оболочки пористого или точечного сосуда, места, оставшиеся неутолщенными, называются порами (рис. 17). На месте поры оболочка очень тонка и представляет собой пленку первичной оболочки. Если же в этом месте нет даже тонкой пленки, а есть только сквозное отверстие в оболочке, то

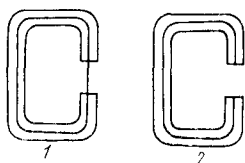


Рис. 17. Пора (1) и перфорация (2) в клеточной оболочке

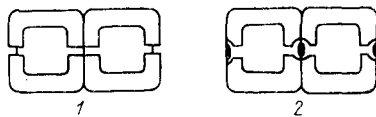


Рис. 18. Пара простых (1) и окаймленных (2) пор (по В. Ф. Раздорскому, 1949)

оно называется перфорацией (см. рис. 17). В стенках двух смежных клеток поры располагаются точно одна против другой, образуя пару пор (рис. 18). В оболочках встречаются именно спаренные поры. Одиночной пора может быть тогда, когда она образуется в клеточной стенке, примыкающей к наружной среде. Подобные пары и одиночные поры называются простыми. В простой паре пор оболочки двух смежных клеток образуют общий канал,

разделенный лишь тонкой замыкающей пленкой поры (срединной пластинкой), являющейся общим неутолщенным участком двух смежных первичных оболочек соседних клеток.

Кроме простых, существуют еще и окаймленные поры, свойственные прежде всего трахеидам — основному водопроводящему элементу в древесине хвойных и сосудам лиственных пород. Простейшей моделью окаймленной поры могут служить два чайных блюдца, соприкасающиеся своими краями, между которыми пропущен лист бумаги. Для полного соответствия не хватает только отверстий в середине дна каждого блюдца, играющих роль канала окаймленной поры (рис. 19). У хвойных деревьев срединная часть замыкающей пленки имеет чечевицеобразное утол-

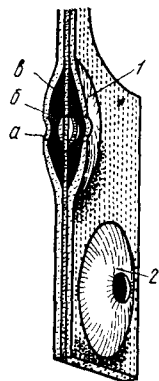


Рис. 19. Модель клеточной оболочки с окаймленными порами, показанными одна в разрезе (1), другая сбоку (2): а — канал поры; б — тор; в — полость поры (по В. Ф. Раздорскому, 1949)

щение, называемое тором, выполняющим роль клапана. Под напором воды замыкающая пленка изгибается вправо или влево, при этом тор прижимается к отверстию поры и закрывает его (рис. 20).

В этом случае просачивание воды через пору замедляется или даже прекращается. В плане (с поверхности) окаймленная пора выглядит как две концентрические окружности. Наружная окружность соответствует самому окаймлению (валику), моделью которого являлись у нас блюдца, отличающему окаймленную пору от простой, внутренняя — отверстию поры. Обычно они бывают, как и простые поры, спаренными, образующими в двух смежных оболочках соседних клеток пару окаймленных пор (см. рис. 18).

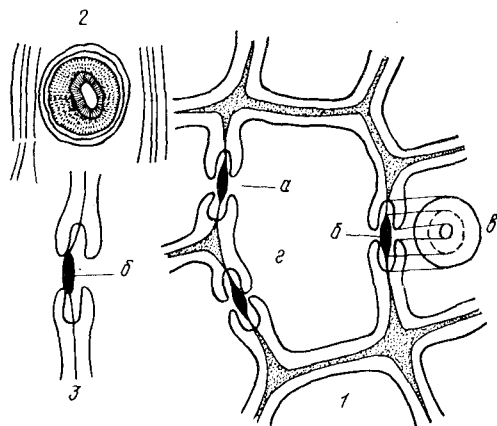


Рис. 20. Схема строения окаймленных пор в трахеидах сосны:

1 — поперечный разрез одной клетки трахеиды с окаймленными порами; 2 — вид окаймленной поры на трахеиде в плане; 3 — тор прижат к отверстию поры, чтобы подобно клапану приостановить просачивание воды; а — канал окаймленной поры; б — тор; в — вид каждого элемента окаймленной поры в плане; г — полость трахеиды (по Л. И. Курсанову, 1966)

Наличие пор в оболочке клетки позволяет сочетать два противоположных свойства, которыми должна обладать оболочка: максимальную прочность с высокой проницаемо-

стью для растворов, поступающих через поры внутрь клетки и выходящих из нее.

В процессе жизнедеятельности клеток разных тканей состав и структура, а отсюда и свойства их оболочек меняются. Видоизменениями клеточной оболочки являются одревеснение, кутинизация, пробковение, ослизнение.

Одревеснение

При этом процессе в межклеточных пространствах оболочки откладывается особое вещество лигнин (от слова «лигнум» — дерево). Это очень сложное вещество, химическая природа которого еще и теперь не полностью выяснена. Лигнин содержит больше углерода, чем клетчатка, и хорошо горит. Одревеснение делает оболочку более твердой (но и более хрупкой), менее эластичной, чем чисто целлюлозная оболочка до пропитки ее лигнином. Одревесневшая оболочка способна выдерживать большое давление. Вспомним уже известный нам пример с целлюлозной хлопчатобумажной или льняной тканью, которая легко гладится утюгом, перегибается множество раз. Теперь сравним с тканью древесную (стружку или, еще лучше, скорлупу ореха, состоящие из той же клетчатки, но уже одревесневшей (пропитанной лигнином)). Стружку еще можно несколько раз перегнуть, хотя, конечно, несравнимо меньше, чем ткань. Скорлупа же ореха настолько сильно одревеснела, что не способна изгибаться и легко раскалывается при нажиме.

Клетчатка (целлюлоза) очень нужна многим производствам как сырье. Поэтому приходится заниматься и обратным процессом — раздревеснением — удалением из одревесневших оболочек клеток лигнина путем пропаривания (варки) размельченной древесины (основного сырья для получения клетчатки) в котлах и обработкой различными химическими реактивами. Без лигнина оболочка вновь становится настолько податливой, что из нее вытягивают нити для тканей, прокатывают в листы писчей бумаги и делают еще сотни других нужных и полезных вещей.

Одревесневшую оболочку по структуре сравнивают с железобетоном. Цепочки из соединенных молекул глюкозы соответствуют железным прутьям (арматуре), а межклеточные полости, заполненные лигнином, аналогичны ячейкам с застывшим в них бетоном. Итак, одревеснение намного повышает жесткость, твердость и прочность клеточных оболочек. При этом закрепляется форма клеток. Клетки с одревесневшими оболочками могут оставаться живыми, однако чаще их содержимое отмирает. По всей своей толще степень одревеснения утолщенной оболочки неодинакова. Наиболее сильно пропитывается лигнином наружный (первичный) слой, несколько слабее — средний (вторичный) и вовсе не древеснеет, оставаясь целлюлозным, внутренний слой вторичной оболочки, прилегающий к протопласту.

Одревеснение клеточных стенок — один из самых характерных признаков для деревьев и кустарников. Даже сам термин «одревеснение» образовался от слова «древесина». Это и понятно: деревьям с их огромными стволами, несущими всю тяжесть сучьев, ветвей, листьев (хвои), плодов, а также испытывающими сильное действие ветра, навала снега, нужны именно такие прочные одревесневшие стенки клеток.

Одревеснение намного повышает антисептические (противогнильные) свойства клеточных оболочек, что предохраняет древесину от гниения, повреждения насекомыми и грибами. Каждый видел в лесу прошлогодние опавшие листья. У многих из них вся мякоть давно сгнила, а густая сеть одревесневших жилок полностью сохранилась из-за недоступности для бактерий, насекомых и грибов.

Кутинизация

Кутинизация состоит в том, что в наружных слоях оболочки живых клеток появляется жироподобное вещество кутин, образующий на ее поверхности тонкую прозрачную кутикулу, непроницаемую для воды и газов. Пленка кутикулы образуется на поверх-

Рис. 21. Строение кутинизированной клеточной оболочки кожицы (покрывающей листья и зеленые побеги):

а — кутикула; *б* — кутикулярные слои; *в* — полость клетки (по Л. И. Курсанову, 1966)



ности покровной ткани — кожицы, покрывающей одним слоем клеток листья, хвою и молодые зеленые побеги и защищающей их от обезвоживания (рис. 21). Иногда вместе с кутикулой возникает и дополнительный восковой слой.

Опробковение

Этот процесс представляет собой пропитку оболочки особым воскообразным веществом, близким к кутину, — суберином (от слова «субер» — пробка) — рис. 22. Опробковевшая клеточная стенка очень стойка к кислотам, не пропускает жидкостей и даже газов. Именно на этом свойстве и основано применение бутылочной пробки. При опробковении клеточных стенок содержимое клетки отмирает из-за нарушения связи с окружающей средой. Опробковению подвергаются клеточные стенки специальной покровной (пробковой) ткани дерева перидермы.

Во второй половине лета молодые побеги на деревьях начинают менять окраску. Из зеленых они становятся светло-серыми, буроватыми и т. д. Это на смену тонкой прозрачной коже,

покрывающей зеленые побеги, появляется новая многослойная ткань пробка. Вследствие малой проницаемости и теплопроводности пробка надежно защищает лежащие под ней ткани из живых клеток от высыхания и резких колебаний температур, а также от повреждения насекомыми и грибами. Пробковой тканью затягиваются раны на дереве и даже листовые рубцы, остающиеся на месте прикрепления черешка после опадения листа. У некоторых деревьев пробка нарастает на по-

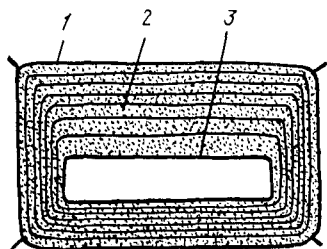


Рис. 22. Схема строения опробковевшей оболочки:

1 — первичная оболочка; 2 — пробка; 3 — внутренний целлюлозный слой оболочки (по В. Г. Александрову, 1966)

верхности ствола толстым слоем (пробковый дуб, бархат амурский). Это позволяет периодически снимать ее для промышленных целей без ущерба для дерева.

Ослизнение

Оболочка (а нередко и содержимое клеток) сильно набухает, иногда превращаясь в слизь, выступающую на поверхности семян, например у айвы, или в виде камеди у вишни («вишневый клей»), миндаля, сливы. Это — процесс ослизнения. Он имеет значение при прорастании семян и, видимо, для защиты пораненной ткани дерева. Слизи также относятся к углеводам, но иного характера, чем клетчатка.

ОБРАЗОВАНИЕ И СТРОЕНИЕ СТВОЛА ДЕРЕВА

Уже в самом начале роста и развития растения из зародыша начинается разделение функций между его отдельными клетками. Различные клетки начинают выполнять разные функции, благодаря чему вид и строение их соответственно меняются. Получающиеся при этом группы клеток с одинаковым строением и функциями называются тканями.

Мы уже видели, что клетки бывают по форме паренхимными и прозенхимными. Соответственно этому группу, состоящую из паренхимных клеток, называют паренхимной тканью, или паренхимой, а группу, составленную прозенхимными клетками, — прозенхимной тканью. Разделить все разнообразие клеток, составляющих ткани

дерева только на две группы (паренхимные и прозенхимные), оказывается явно недостаточно. По выполняемой функции ткани разделяют: 1) на образовательные (меристемы); 2) покровные (кожица, или эпидермис, пробка и корка); 3) механические (древесные волокна или либриформ в древесине лиственных деревьев, лубяные волокна, каменные клетки в лубе, корке, плодах и др.); 4) проводящие (сосуды и трахеиды в древесине, ситовидные трубки в лубе); 5) основные (ассимиляционные в листьях, хвое и запасующие — паренхима сердцевины и коры, сердцевинные лучи). Из всей этой классификации рассмотрим образовательные ткани, или меристемы.

Слово «меристема» происходит от греческого «меристос» — делящийся. Отсюда меристемы, или меристематические ткани, — это живые ткани, клетки которых очень долго способны сохранять способность к делению. В отличие от животных растения, в том числе и деревья, растут и образуют новые клетки в течение всей своей жизни, откуда и пошло само название «растение». Другая отличительная особенность растений состоит в том, что они локализуют свой рост. За исключением зародыша, который весь состоит из меристемы, растения растут только в определенных участках своего тела. Именно в этих участках и находятся образовательные ткани. Они образуют многочисленные новые клетки тела растения путем деления.

Меристемы состоят из паренхимных клеток с крупным ядром. В зависимости от происхождения составляющих их клеток меристемы делят на первичные и вторичные. Первичная меристема представляет собой остатки той ткани, из которой состоял зародыш семени. Если клетки возникают из какой-нибудь уже постоянной ткани (например, из паренхимы, вновь обретающей способность к делению), то возникшая таким вторичным путем меристема называется вторичной. Ткани, образуемые первичной меристемой, называются первичными, а возникшие из вторичной меристемы — вторичными. Первичные меристемы образуются при формировании зародыша семени растения, но сохраняются и во взрослом дереве: в конусе нарастания главной оси побега, а также в многочисленных конусах нарастания ветвей и корней (см. рис. 4).

Итак, конус нарастания побега состоит из первичной образовательной ткани меристемы. В конусе нарастания, ближе к его основанию, образуется зона первичной образовательной ткани — прокамбия, где закладываются отдельными островками проводящие пучки, состоящие из трахеид и сосудов (кольчатых и спиральных), образующих первичную древесину, и ситовидных трубок, образующих первичный луб. Находящийся между первичной древесиной и лубом пучка прокамбий начинает делиться и образует вторичную образовательную ткань — камбий, который отделяет в сторону первичной древесины элементы древесины, а в сторону первичного луба — элементы луба. Луб и древесина, возникшие из камбия, называются вторичными в отличие от первичных, образовавшихся

из прокамбия. Все это можно видеть, если сделать несколько поперечных срезов через верхушку побега и нижележащую зону (рис. 23).

Первичные пучки, возникшие из прокамбия, в процессе многолетнего развития сливаются между собой и образуют сплошной цилиндр проводящих тканей с сердцевинной в центре. Главную массу стебля у взрослых деревьев и кустарников составляют ткани центрального цилиндра, возникшие из камбия. Все, что находится с внешней стороны от него, называется первичной корой. Однако первичная кора сохраняется лишь на молодом стебле. Позже она отрезается образующейся пробкой и сбрасывается. Снаружи ствола

оказывается луб с пробковой тканью на поверхности. Эту часть дерева часто называют вторичной корой. Внутри от камбия расположена образованная им вторичная древесина, составляющая основную многолетнюю часть ствола. В центре находится сердцевина,

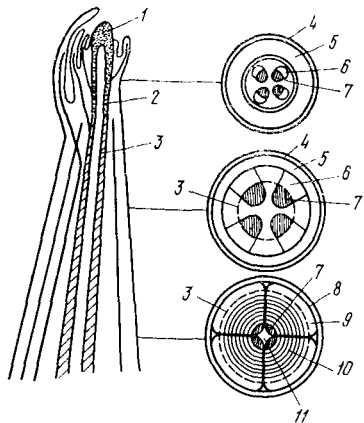


Рис. 23. Поперечные срезы через конус нарастания стебля. Слева — конус нарастания, справа — разрезы через него:

1 — первичная меристема; 2 — прокамбий; 3 — камбий; 4 — эпидермис; 5 — первичная кора; 6 — первичный луб; 7 — первичная древесина; 8 — пробка (перидерма); 9 — вторичный луб (вторичная кора); 10 — вторичная древесина; 11 — сердцевина (по В. В. Суворову, 1971, с изменениями)

окруженная участками первичной древесины, возникшей из клеток прокамбия.

Клетка камбия прозенхимная. На тангенциальном срезе она представляет собой вытянутый параллелограмм, на радиальном — длинный узкий прямоугольник, на поперечном — прямоугольник с почти равными сторонами (рис. 24). Деятельность камбия начинается ранней весной. Посмотрим, как она происходит в одной клетке поперечного среза (рис. 25). Самый левый, заштрихованный прямоугольник, — клетка камбия, верхняя сторона которой обозначена буквой γ , нижняя — буквой χ . Клетка камбия делится пополам поперечной (тангенциальной) перегородкой. Наружная клетка γ остается камбиальной, внутренняя (χ_1) становится элементом древесины. Далее обе они дорастают до исходных размеров (третий прямоугольник слева). Затем вновь клетка камбия делится пополам. На этот раз камбиальной остается внутренняя клетка, тогда как наружная (γ_1) становится элементом луба и так далее.

По всей окружности ствола все клетки камбия работают вполне согласованно (синхронно), т. е. попеременно делятся то в сторону древесины, то в сторону луба. Однако клетки камбия де-

лются в сторону древесины в несколько раз чаще, чем в сторону луба. Именно поэтому объем древесины в стволе данного превышает объем луба. Таким образом, новые клетки древесины образуются камбием вокруг старых. Поэтому самые старые слои древесины находятся в центре ствола (примыкают к сердцевине), а самые молодые лежат снаружи ствола, ближе к лубу.

Элементы древесины, образуемые камбием в начале вегетационного периода — весной, значительно отличаются от возникающих в конце его — летом. Так, у сосны весной камбий образует тонкостенные трахеиды с широкими и хорошо развитыми окаймленными порами. Совокупность этих

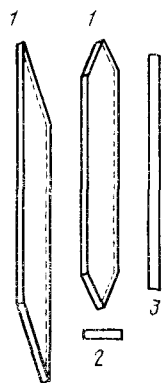


Рис. 24. Форма клетки камбия:

1 — на тангенциальном срезе (перпендикулярно радиусу дерева);
2 — на поперечном срезе; 3 — на радиальном (по радиусу) — по
Г. В. Матвеевой, 1968

трахеид образует раннюю (весеннюю) древесину годичного кольца (слоя). Весенние трахеиды проводят воду и растворенные минеральные соли в крону к листьям (хвое). Во второй половине лета из камбия возникают иные трахеиды — более толстостенные с узкими полостями. Они образуют позднюю (осеннюю) древесину

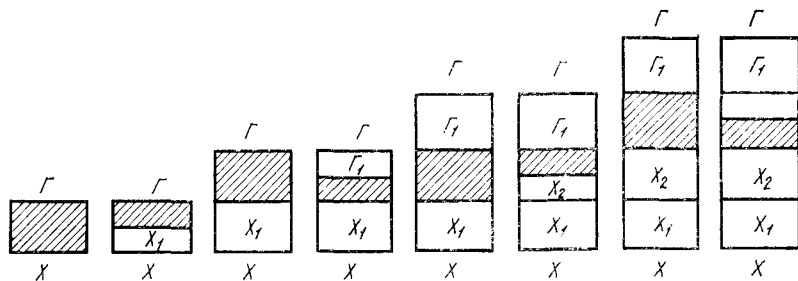


Рис. 25. Схема работы клетки камбия на поперечном срезе (по Г. В. Матвеевой, 1968)

годичного кольца (слоя). Осенние трахеиды гораздо меньше участвуют в проведении воды, но зато выполняют механическую функцию, способствуя укреплению ствола. Весенняя и осенняя древесина вместе образуют годичные кольца. В них всегда весенние трахеиды лежат внутри (так как они образуются камбием раньше), а осенние — снаружи (рис. 26).

По последнему годичному кольцу на пне можно определить, в какое время года было срублено дерево. Если это кольцо полное, то дерево срублено зимой или поздней осенью. Если же в кольце есть лишь весенняя часть, то дерево срублено весной или

в начале лета. У хвойных, состоящих только из правильно чередующихся весенних и осенних трахеид, годовичные кольца различаются хорошо. У лиственных же есть два типа строения древесины — кольцесосудистый и рассеяннососудистый. У кольцесосудистых пород (дуба, вяза, ясеня) годовичные кольца видны хорошо. Рассеяннососудистые (осина, тополь, липа и др.) имеют более или менее одинаковые сосуды (см. рис. 36), рассеянные по всему годовичному кольцу. Здесь годовичные кольца различить гораздо труднее. Обычно для этого поверхность среза зачищают острым режущим инструментом или смачивают водой. Можно также снять тонкую стружку и, зажав ее между двумя стеклами, рассматривать на свет.

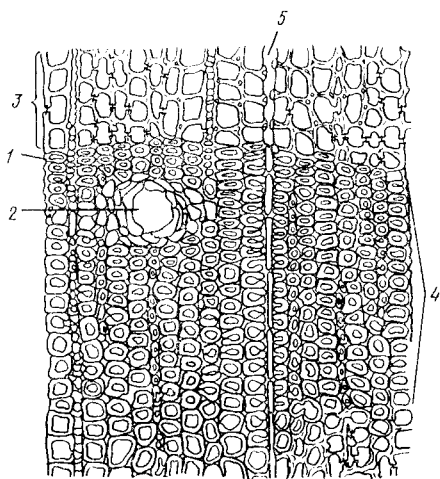


Рис. 26. Строение древесины сосны под микроскопом на поперечном срезе:

1 — граница годовичного слоя (кольца); 2 — смоляной ход; 3 — ранние (весенние) трахеиды, образующие весеннюю часть годовичного кольца; 4 — поздние (осенние) трахеиды, образующие осеннюю часть годовичного кольца; 5 — сердцевинный луч (по Г. В. Матвеевой, 1968)

Ширина годовичного кольца — это и есть прирост дерева в толщину за данный год. Она зависит как от внутренних, так и от внешних условий. У молодого дерева камбий образует большее число клеток за вегетационный период, поэтому и годовичные кольца у него бывают обычно шире, чем у растений в более зрелом возрасте, когда дерево плодоносит. В этом нетрудно убедиться, сделав свежий поперечный срез ствола. Кроме того, ширина годовичного кольца на разной высоте ствола неодинакова: кверху она больше. Наиболее широкие годовичные кольца находятся в начале живой кроны дерева. Внутри

кроны они опять суживаются кверху с каждым новым отхождением боковых ветвей. Если бы этого не было, то форма ствола приближалась бы к конусу. На самом же деле ствол дерева (до кроны) представляет собой нечто среднее между конусом и цилиндром с некоторым уменьшением диаметра кверху.

Ширина годовичного кольца зависит также от внешних условий. У дерева на большой поляне годовичные кольца всегда шире, чем в насаждении, где обычно меньше света. В различных местах нашей страны внешние факторы, влияющие на ширину годовичного кольца, могут быть разными. В лесостепной и особенно степной полосе ширина кольца дерева прежде всего зависит от количества выпавших осадков в течение вегетационного периода. В этом случае поперечный срез ствола служит своеобразной хронологией.

Он может рассказать о климате тех лет, когда росло дерево. В годы засух образуется узкое кольцо, во влажные — более широкие. Если сохранился последний годичный слой с корой и точно известен календарный год, когда оно возникло, то можно установить, в каком году образовалось каждое годичное кольцо, и таким путем заглянуть в далекое прошлое, определить климат тех лет. В средней и северной полосе, где влаги больше, ширина годичного кольца зависит от того, насколько теплыми были весна и лето и от общей продолжительности вегетационного периода.

Годичные кольца, видимые на поперечном срезе дерева как концентрические окружности, на продольном срезе, через весь ствол от основания до вершины, представлены как конусы с оттянутой верхушкой, как бы насаженные на один общий стержень — сердцевину (рис. 27). Каждый последующий конус превышает предыдущий как раз на величину годичного прироста. На рисунке хорошо видно, что определить возраст по годичным кольцам можно лишь в том случае, если дерево спилено вровень с землей. Если же оставлен пень высотой 20—30 сантиметров, то к числу колец на нем надо прибавить для сосны 2—3 года, для ели 3—5 лет.

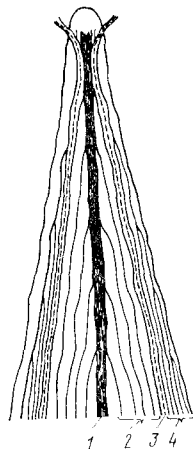


Рис. 27. Продольный разрез через сердцевину дерева (сильно укорочено):

1 — сердцевина; 2 — годичные слои древесины, которые выглядят здесь как конусы; 3 — камбий (условно показанный пунктирной линией); 4 — годичные слои вторичной коры (дуба) — по М. Бюгену, 1961

На оставшемся пне любого только что спиленного дерева легко различаются следующие основные части ствола: корка, узкий слой луба, камбий, древесина, представленная многими концентрическими кольцами, или слоями, названными годичными, и центральная часть — сердцевина (рис. 28). Годичные кольца пересекаются поперек узкими полосками, идущими, как спицы колеса, к сердцевине, поэтому они и называются сердцевинными лучами. У дуба ширина некоторых из них достигает 0,5 миллиметра, так что их хорошо видно простым глазом (см. рис. 28).

Поверхность пня, или торец, спиленного дерева представляет собою поперечный, или торцовый, разрез ствола. Помимо этого, ствол можно разрезать в двух продольных направлениях. Если срез проходит по радиусу ствола, то он так и называется радиальным. Срез, перпендикулярный радиусу, называют тангенциальным (рис. 29). На всех трех срезах одного и того же дерева ствол будет выглядеть по-разному.

Наибольшей по объему в стволе является его древесина. Состав и строение ее существенно отличаются у хвойных и лиственных

ных деревьев. Начнем изучение строения древесины хвойных на примере сосны. Древесина сосны почти полностью состоит из трахейд. Это проводящие мертвые прозенхимные клетки с заострен-

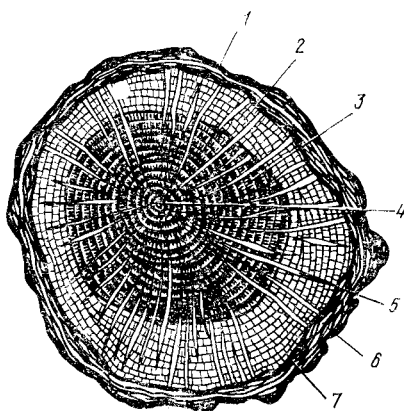


Рис. 28. Поперечный разрез ствола дуба:

1 — корка; 2 — наружная часть древесины (заболонь); 3 — внутренняя часть древесины (ядро); 4 — сердцевина; 5 — сердцевинный луч; 6 — луб; 7 — камбий (по В. П. Тимофееву, 1953)

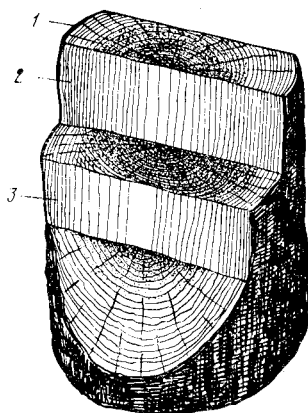
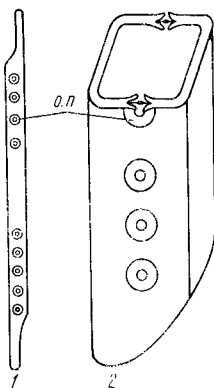


Рис. 29. Три разреза древесины:

1 — поперечный; 2 — радиальный; 3 — тангенциальный (по В. Е. Вихрову, 1959)

ными концами и одревесневшими стенками длиной от 1 до 5 миллиметров. Ширина трахейд измеряется микронами. Располагаются трахейды вертикальными рядами. (Поперечный срез трахейды показан на рис. 20.) На радиальном срезе трахеида выглядит как сильно вытянутая прозенхимная клетка с уже известными нам окаймленными порами в виде двух concentрических окружностей. Это весенняя трахеида (рис. 30).



Кроме трахейд, в древесине сосны (как и у всех других деревьев) всегда находятся сердцевинные лучи. Как уже отмечалось, на поперечном срезе — это узкие полоски, состоящие из

Рис. 30. Строение трахеиды в древесине хвойных пород: 1 — радиция (весенняя) трахеида на радиальном срезе; 2 — общий вид пересеченного нижнего конца той же трахеиды (сильно увеличено); о. п. — окаймленные поры

живых паренхимных клеток (см. рис. 26), на радиальном — широкие ленты клеток, а на тангенциальном — вертикальные веретеновидные группы клеток (рис. 31). В отличие от трахейд сердцевинные лучи состоят в основном из живых клеток. Роль сердцевин-

ных лучей состоит в проведении воды в радиальном направлении (поперек годовичных колец), а также в хранении запаса органических веществ. Есть еще в древесине сосны смоляные ходы, в которых происходит образование и накопление смолы (живицы), играющей важную роль в жизни хвойных деревьев: всякая рана затягивается у них смолой, препятствующей подсыханию и нападению бактерий, грибов и насекомых. Смоляной ход представляет собой канал, окруженный тремя рядами клеток. Самый внутренний ряд состоит из живых паренхимных клеток, образующих смолу, средний — из мертвых клеток и, наконец, наружный — из живых клеток, которые называют сопровождающей паренхимой (см. рис. 31). Такие смоляные ходы являются продольными, или вертикальными, поскольку они тянутся вдоль ствола. Кроме них, есть еще и поперечные, или горизонтальные, смоляные ходы, расположенные в середине наиболее широких сердцевинных лучей и поэтому идущие поперек ствола, перекрещиваясь с продольными смоляными ходами (рис. 32). Вся эта довольно густая сеть продольных и поперечных смоляных ходов называется смолоносной системой дерева. Она пронизывает всю древесину ствола, ветвей и корней.

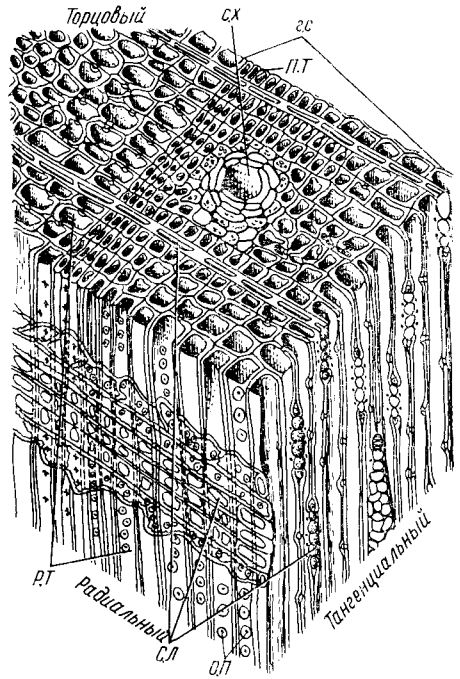
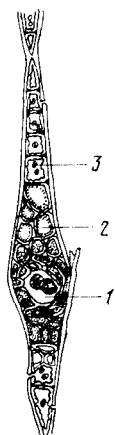


Рис. 31. Строение древесины хвойных пород (сосны) под микроскопом:

с. с — годовичный слой; с. х — смоляной ход; с. л — сердцевинный луч; р. т — ранние трахеиды; п. т — поздние трахеиды; о. п — окаймленные поры (по П. Л. Богданову, 1961)

Древесина лиственных деревьев содержит, кроме трахенд, широкие сосуды, по которым ее легко отличить от древесины хвойных, где, как мы видели, сосудов нет. Сосуды, как уже отмечалось, представляют собой полые трубки с одревесневшими стенками, возникшие из вертикальных рядов клеток. В их поперечных перегородках образуются перфорации (рис. 33). Сосуды следуют по всему дереву: начинаясь иногда уже в зоне корневых волосков, они пронизывают весь корень, затем идут по всей длине ствола, заходя в лист в виде густой сети жилок, где и заканчиваются в самых тонких разветвлениях. Однако сосуды никогда не бывают сквозными на всем своем протяжении. Обычно на некотором

расстоянии полость сосуда перекрывается прямой или чаще наклонной перегородкой. Расстояние между этими перегородками в сосуде бывает в среднем равным 10 сантиметрам и лишь иногда, например у дуба, достигает 2 метров, а у акации белой — 1 метра.



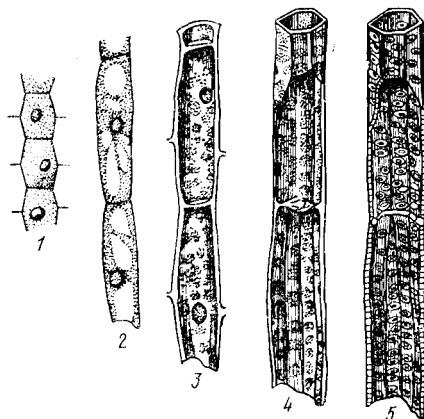
Характерный признак сосудов — местные скульптурные и пористые утолщения клеточных стенок. Различные типы этих утолщений породили и название самих сосудов: кольчатые, спиральные, лестничные и др. (см. рис. 16). Именно сочетание утолщенных и тонких мест в стенках сосудов позволяет им выполнять свою сложную функцию.

Как мы только что видели, сосуды часто перекрываются наклонными перегородками. Значит, дойдя до

Рис. 32. Поперечный (горизонтальный) смоляной ход внутри сердцевинного луча:

1 — полость смоляного хода с каплями смолы; 2 — живые сопровождающие клетки; 3 — трахеиды сердцевинного луча (по Г. В. Матвеевой, 1968)

очередной такой перегородки в сосуде, водный ток должен обойти ее, что он делает, выходя из одного сосуда и попадая в соседний через оставшиеся не утолщенными места — поры в стенках сосуда. Однако, не будь местных скульптурных утолщений стенок, сосуды неизбежно были бы сдавлены



окружающими клетками.

Диаметр сосудов составляет от нескольких микронов до 0,3 миллиметра, и тогда они

Рис. 33. Постепенное формирование сосуда:

1 — продольный ряд живых паренхимных клеток; 2 — клетки сильно вытянулись в длину, в них появились вакуоли; 3 — клетки еще более удлинились, их стенки стали толще; 4 — клетки расширились в поперечном направлении, поперечные перегородки ослизнились и набухли; 5 — перегородки растворились, живое содержимое клеток исчезло, сосуд готов к проведению воды (по Л. П. Курсанову, 1966)

становятся видимыми простым глазом. По мере старения древесины сосуды перестают проводить воду, заполняются воздухом и закупориваются. Окружающие сосуд живые паренхимные клетки через поры врастают в полость сосуда (рис. 34). Такие выросты называют тиламами. Как и у хвойных, в древесине лиственных пород имеются уже известные нам сердцевинные лучи, выполняющие

ту же роль. Из элементов древесины лиственных следует назвать мертвые древесные волокна, или либриформ, напоминающий трахеиды (рис. 35). Волокна либриформа — специализированные механические клетки древесины, играющие ту же роль, что и осенние (поздние) трахеиды хвойных, — придают ей прочность, которая у лиственных деревьев связана с количеством либриформа. Так, твердая древесина дуба содержит 28% либриформа, мягкая древесина осины — лишь 21%. Есть еще в древесине лиственных деревьев древесная паренхима. Она состоит из цепочек живых клеток, хотя и с одревесневшими оболочками (см. рис. 35), и служит местом для накопления на зиму запасных органических веществ, в связи

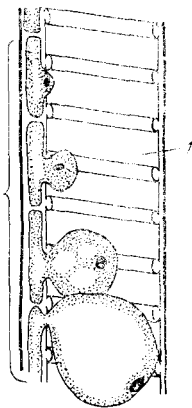


Рис. 34. Закупоривание полости сосуда тиллами:

1 — полость сосуда; 2 — постепенное вращание соседних паренхимных клеток (тиллов) в полость сосуда (по В. Г. Хржановскому, 1969)

с чем имеет большое значение в жизни дерева. Общий вид строения древесины кольцесосудистых и рассеяннососудистых лиственных деревьев представлен на рис. 36.

Как уже указывалось, к периферии ствола камбий образует луб, который называют также вторичной корой. Он состоит из клеток, выполняющих разные функции: проводящую — ситовидные трубки; запасную — сердцевинные лучи и лубяная паренхима (рис. 37). По ситовидным трубкам луба проходят органические вещества от листьев (хвои) к корням и ко всем, другим органам дерева. Паренхима сердцевинных лучей и лубяная паренхима в отличие от древесной паренхимы имеют тонкие целлюлозные оболочки и содержат, кроме крахмала и масла, дубильные вещества, алкалоиды, глюкозиды. Сердцевинные лучи луба, являясь продолжением сердцевинных лучей древесины, при переходе в луб иногда за-

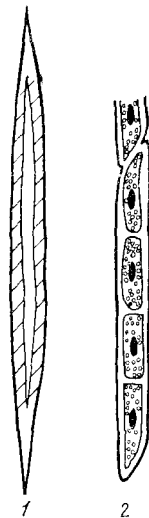


Рис. 35. Элементы древесины лиственных пород на продольном срезе:

1 — древесное волокно (либриформ); 2 — древесная паренхима (по П. Л. Богданову, 1961)

метно расширяются. Лубяные волокна — мертвые клетки механической ткани, образующие длинные тяжи, пронизывающие кору группами в виде сетки (см. рис. 40). Они содержатся, например, в лубе липы, тогда как у сосны их нет.

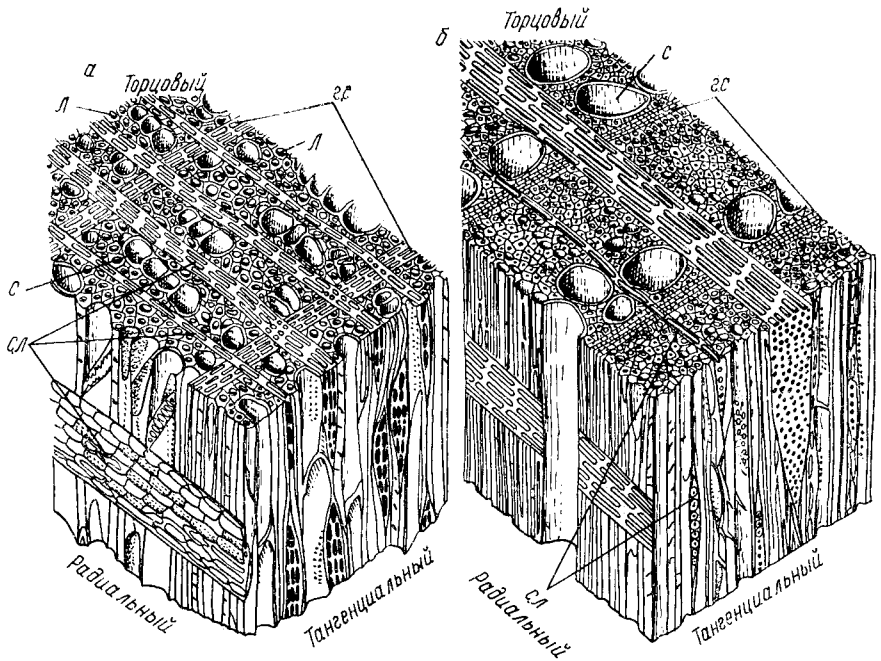


Рис. 36. Строение древесины лиственных пород под микроскопом
 а — расщепивсосудистой березы; б — кольцесосудистого дуба; г. г. — годичные слои;
 с — сосуды; с. л. — сердцевинные лучи; л — волокна либриформа (по В. Е. Вихрову,
 1959)

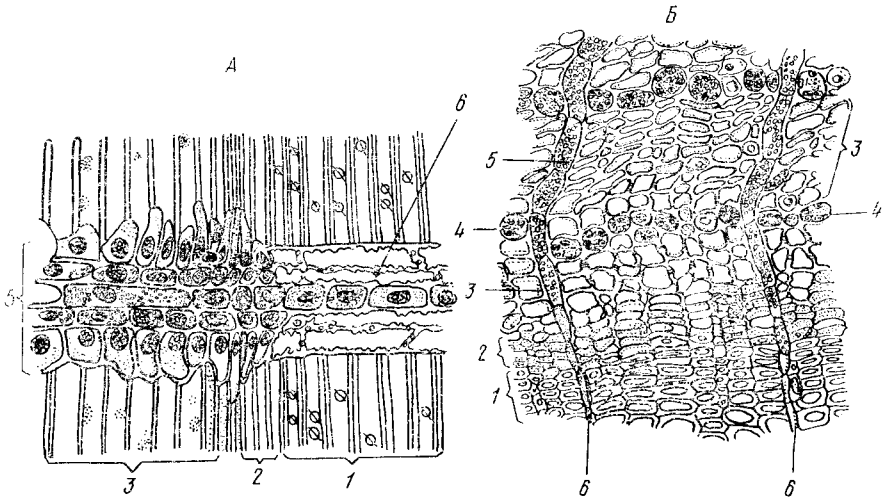


Рис. 37. Продольный (радиальный) разрез ствола сосны (А) и поперечный (Б) на границе луба и древесины;

1 — водные трахеиды с окаймленными порами; 2 — камбий; 3 — ситовидные трубки; 4 — лубяная паренхима; 5 — сердцевинные лучи в лубе; 6 — они же в древесине (по П. Л. Богданову, 1961)

Каменистые клетки образуются из паренхимных за счет сильного утолщения и одревеснения оболочек с последующим отмиранием протопласта (см. рис. 40). Они попадают группами в лубе некоторых древесных пород (липы, березы, клена, дуба), а также в мякоти плодов груши и айвы в виде твердых «песчинок».

Молодые зеленые стебли, как уже отмечалось, бывают покрыты снаружи кожей, под которой располагается первичная кора. Во второй половине лета паренхимные клетки коры начинают делиться, образуя новую ткань — пробковый камбий. Он в свою очередь делится тангенциальными перегородками и откладывает наружу слои пробки, а внутрь один-два слоя живой паренхимной ткани феллодермы. Пробку, пробковый камбий и феллодерму вместе называют перидермой (рис. 38).

Пробка в отличие от кожицы — ткань всегда многослойная. Так же, как и кожаца, пробка не имеет межклетников. Клетки ее плотно соединены друг с другом (см. рис. 38) и, как уже отмечалось, пропитаны особым жироподобным веществом (суберином), не пропускающим воду и воз-



Рис. 38. Образование пробкового камбия в коже:

А — первые тангенциальные деления в коже; Б — пробковый камбий 3 образовал наружу два слоя пробки 2; 4 — живая механическая ткань колленхима (по Л. И. Курсанову, 1966)

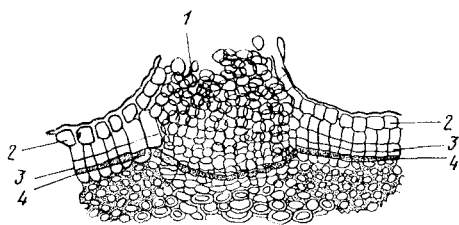


Рис. 39. Строение чечевички:

1 — выполняющие клетки; 2 — кожаца (эпидермис); 3 — пробка; 4 — пробковый камбий (по В. П. Исаяну, 1966)

дух, поэтому пробка — ткань мертвая. Клетки пробки заполнены воздухом, что делает ее малотеплопроводной и предохраняет лежащие под ней ткани от резких колебаний температуры и от высыхания. Для сообщения с атмосферой в пробке образуются чечевички. Они закладываются еще до образования самой пробки на зеленой поверхности молодого побега в виде коричневатых бугорков. Если сделать разрез через такой бугорок, то видно, что под устьицами кожицы зеленая паренхима начинает делиться тангенциальными перегородками и образует полосу пробкового камбия, который, однако, отделяет наружу не слои пробки, а отдельные клетки, быстро разъединяющиеся и принимающие округлую форму (рис. 39). При этом получают так называемые выполняющие клетки, образующие рыхлую ткань, богатую межклетниками. Под напором выполняющих клеток кожаца разрывается, и они выступают на поверхность стебля. Позже пробковый камбий чечевичек соединяется с пробковым камбием остальной

поверхности ветви, и тогда зеленые ткани первичной коры полностью исчезают под покровом бурой или сероватой пробки. С утолщением побега чечевички тоже разрастаются и меняют свой внешний вид. У березы они резко выделяются на белой поверхности пробки как узкие темные полоски длиной 10—15 сантиметров, у тополя и осины имеют вид больших ромбов на стволе, у сосны образуются только в основании ствола и на корнях при плохом доступе кислорода (например, на заболоченной почве). На большей

же части ствола у сосны чечевичек нет, и воздухообмен происходит за счет того, что пробка покрывает ствол участками, неплотно соприкасающимися друг с другом.

Образовавшийся пробковый камбий у некоторых деревьев откладывает пробку довольно долго, иногда до конца их жизни, увеличиваясь в объёме делением клеток радиальными перегородками. При этом поверхность ствола остается ровной, гладкой, как у осины, пихты, бука, граба, или покрывается тонкими отслаивающимися полосками, как у березы, где чередуются толстостенные и тонкостенные ряды пробки (отслаивание идет за счет разрыва тонкостенных

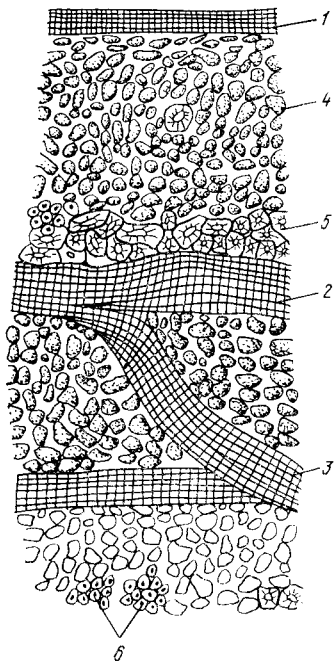


Рис. 40. Строение корки:

1, 3 — образованные друг за другом слои пробки; 4 — отрезанный слоем пробки отмершая первичная кора; 5 — каменистые клетки во вторичном лубе, отрезанном слоями пробки; 6 — лубяные волокна в отмершем лубе (по Л. И. Курсанову, 1966)

клеток). У большинства же деревьев поверхностный слой пробкового камбия вскоре отмирает и под ним возникает новый слой, который также недолговечен и после отложения нескольких слоев пробки заменяется новым еще более глубоко расположенным. Заложённые новые слои пробкового камбия постепенно углубляются в луб. Участки луба между слоями пробкового камбия изолируются от живых тканей, лишаются снабжения водой и органическими веществами и постепенно отмирают. В результате поверхность ствола и старых ветвей покрывается коркой, представляющей собой комплекс мертвых тканей, включающий луб и слои пробки. С внутренней стороны корка нарастает, а снаружи растрескивается и частично сбрасывается (рис. 40).

Образование и отделение корки у одних деревьев начинается уже в 5—8 лет, у других — лишь в 50—60. Мертвые массы корки под давлением нарастающей древесины постепенно раздвигаются

и образуют на его поверхности характерную для каждого вида дерева сетку из трещин различной формы. У липы и ильма корка расщепляется на длинные продольные трещины, у дуба, ясеня, клена продольные и поперечные трещины делят корку на правильные участки — «таблички» различной формы и величины, у ели и яблони корка отслаивается чешуйками. Корка сначала образуется у основания ствола, а затем — по всей его поверхности, но неодинаково. У сосны она образуется раньше и идет выше по северной стороне ствола. Толстая сухая, богатая воздухом темная корка надежно защищает живые ткани ствола от резких колебаний температур, низовых пожаров и от повреждения животными.

КАК РАСТЕТ И РАЗВИВАЕТСЯ ДЕРЕВО

Рост дерева, как и любого растения, начинается с семени. Семя образуется из семяпочки или семязачатка после оплодотворения яйцеклетки. У разных растений внешнее строение семян различно, но всегда семя состоит из зародыша, представляющего собой зачаток растения, и особой

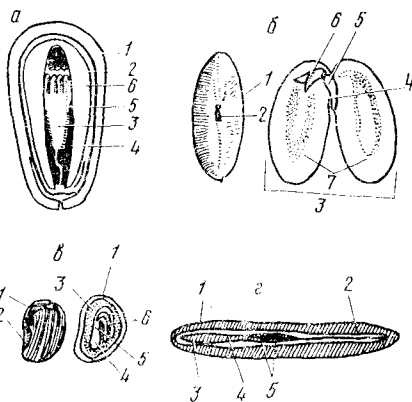


Рис. 41. Строение семени:

а — семя многодольного растения (кедра): 1 — кожура; 2 — эндосперм; 3 — зародыш; 4 — корешок; 5 — стебелек; 6 — семядоли; *б* — семя двудольного растения без эндосперма (фасоли): 1 — кожура; 2 — рубчик (место прикрепления семени к семяножке в плоде); 3 — зародыш; 4 — корешок; 5 — стебелек; 6 — листочки; 7 — семядоли; *в* — семя двудольного растения с эндоспермом (липы): 1 — кожура; 2 — рубчик; 3 — эндосперм; 4 — корешок; 5 — стебелек; 6 — семядоли; *г* — семя ясени: 1 — кожура; 2 — эндосперм; 3 — корешок; 4 — стебелек; 5 — семядоли (по Г. В. Матвеевой, 1968)

ткани семени — эндосперма с питательными веществами, покрытых семенной кожурой. Такие семена бывают у липы, кедра, сосны, ели, лиственницы. Но иногда эндосперм используется зародышем еще до прорастания семени уже при его созревании. Тогда запас питательных веществ откладывается в самом зародыше, в его первых двух листьях-семядолях, как у акации, дуба, орешника (рис. 41).

По числу семядолей зародыши делятся на однодольные (пальмы, бамбуки), двудольные (большинство лиственных деревьев) и многодольные (кедр, сосна, ель, лиственница). Семядоли могут быть различно развиты и выполнять разные функции. В семенах без эндосперма (дуб, бук, орешник) — это мало похожие на листья образования, содержащие крахмал, масла и белки. У одних видов растений семядоли являются только хранилищем

запаса питательных веществ для зародыша (дуб, орешник), у других они, кроме того, выполняют еще и функцию первых листьев, так как выносятся прорастающим зародышем на поверхность и зеленеют (у многих деревьев). Эти зеленеющие семядоли резко отличаются по внешней форме от обычных листьев данного растения. Так, у клена семядоли удлиненные, нерасчлененные, у липы — овальные, сильно расчлененные с вытянутой верхушкой.

Размеры и вес семян у растений сильно колеблются: от нескольких десятков граммов и даже килограммов до 0,000002 грамма. Наиболее крупные семена у дуба, каштана конского — несколько граммов, у кокосовой пальмы — до килограмма, а у пальмы сейшельской — до 10 килограммов. Самые мелкие семена у ятрышника, грушанок, комнатного растения бегонии. В одном грамме у них содержится около полумиллиона семян. Размеры семян не связаны с размерами вырастающих из них деревьев. Тополь, не уступающий по величине дубу, имеет очень мелкие семена: в одном грамме их содержится около 6000. У ели семена намного мельче, чем у кедра, хотя эти деревья по размерам не уступают друг другу. Великан среди древесных растений — эвкалипт миндальнолистный, достигающий высоты более 100 метров, имеет очень мелкие семена.

При наличии воды, тепла, воздуха, а иногда еще и света, после некоторого периода покоя или сразу после отделения от дерева семена начинают прорастать. Клетки зародыша интенсивно делятся, и зародыш превращается в проросток. В отличие от зародыша проросток использует не только питательные вещества семени, но способен и к самостоятельному питанию. Обычно сначала растет зародышевый корешок, дающий начало главному корню, затем вытягивается гипокотиль (зародышевый стебель) и разрастаются семядоли и, наконец, трогаются в рост почечка, дающая начало побегу (рис. 42). Различают два типа прорастания семян: надземное, когда вытягивающийся гипокотиль выносит зеленые семядоли над поверхностью почвы, им обладают многие деревья (липа, клен, ясень и др.); подземное, когда гипокотиль недоразвивается и семядоли, обычно заполненные питательными веществами, остаются под землей; такой тип прорастания у дуба, ореха грецкого, лещины и др. (рис. 43).

В состоянии проростка дерево обычно находится не более одного вегетационного периода и затем переходит в ювенильный период, или период молодости. Ювенильные растения отличаются от проростков тем, что вполне самостоятельно питаются за счет своих листьев и корней. Ювенильный период у дерева может длиться много лет. У яблони он продолжается 4—10 лет, а у бука и дуба — до 60. В этот период дерево еще заметно отличается от взрослого. Один из наиболее заметных внешних признаков ювенильного периода дерева — форма листа. Например, сеянцы сосны несут в первые годы жизни короткие хвоинки, расположенные спирально, вместо укороченных побегов с 2—5 длинными

иглами у взрослого дерева; у ели на главной оси развиваются хвоинки, сильно уплощенные с боков, а с возрастом они приобретают ромбическое сечение. Проростки барбариса имеют обычные листья, лишь позже сменяющиеся колючками. У семян туи несколько лет листья шиловидные, и лишь позже появляются обычные для нее чешуевидные. У древесных растений, кроме того, нередко бывает ювенильный тип ветвления с длинными прутьобразными ветвями, отходящими от стебля под малым углом. Ювенильные формы бука, а иногда и дуба, не сбрасывают листья на зиму. Молодые лиственницы сохраняют значительное количество прошлогодней хвои, хотя взрослые растения теряют хвою уже осенью.

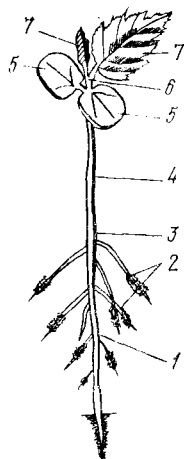


Рис. 42. Проросток граба:

1 - главный корень; 2 - боковые корни; 3 - корневая шейка; 4 - гипокотиль (подсемядольное колено); 5 - семядоль (надсемядольное колено); 6 - эпикотиль (надсемядольное колено); 7 - первые листья (по Н. Г. Серебрякову, 1952)

Очень важная особенность ювенильных растений — их легкая податливость воздействиям внешних условий.

После ювенильного периода наступает зрелость дерева. Признаком вступления дерева в этап зрелости, или как его еще называют период возмужалости,

является начало плодоношения. В этот период дерево растет наиболее интенсивно, но пластичность и податливость к изменению внешних условий снижаются. Зрелость, или возмужалость, дерева у различных древесных пород наступает в разное время и зависит, кроме того, от условий произрастания. Быстрорастущие и светолюбивые породы (тополь, береза, ива, осина, лиственница, сосна) в одних и тех же условиях плодоносят раньше, чем медленно растущие и обычно теневыносливые (липа, ель, пихта, бук).

Так, в Подмосковье сосна и береза дают урожай семян в возрасте 20—25 лет, а ель и липа — в 30—40 лет. Свободно растущие и хорошо освещенные деревья плодоносят раньше, чем растущие в густых насаждениях.

Урожай семян деревьев зависят от биологических особенностей вида и от погодных условий, особенно во время цветения

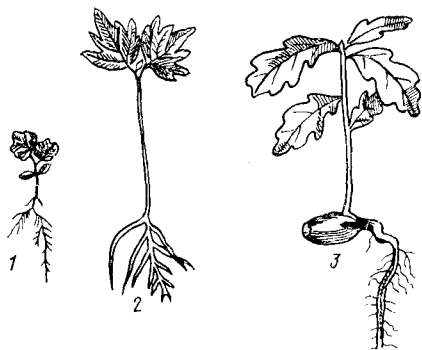


Рис. 43. Всходы древесных пород:

1 — березы; 2 — липы (с надземными семядольми); 3 — дуба (с подземными семядольми) — по П. Л. Богданову, 1961

и созревания семян. Деревья с крупными семенами (дуб, каштан, орех), расходуящие на их образование больше пластических веществ, при одинаковых условиях плодоносят реже, чем породы с мелкими семенами (осина, береза, ильм). Этим вызвана периодичность в плодоношении деревьев. Годы обильного плодоношения (семенные годы) сменяются годами небольших урожаев или полных неурожаев семян. В европейской части СССР есть деревья, плодоносящие обильно ежегодно или почти ежегодно — тополя, ивы, береза, клены, липа и др., обильно плодоносящие через 1—2 года — осина, граб, черемуха, рябина, лещина; через 2—3 года — ясени, ливственница, груша дикая и яблоня; через 3—6 лет — сосна, ель, дуб, пихта.

Цветение дерева, образование плодов и семян

Продолжительность жизни дерева ограничена, хотя она намного больше, чем у травянистых растений. Но за свою жизнь дерево успевает оставить многочисленное потомство путем размножения семенами. Например, одна хорошо развитая береза образует в год до 3 миллионов семян. Конечно, не все из них дают всходы. Большая часть семян погибает, попав в неблагоприятные условия для прорастания, но если даже

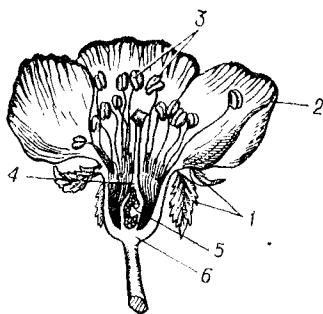


Рис. 44. Цветок вишни в разрезе:

1 — чашечка; 2 — венчик; 3 — тычинки; 4 — пестик, состоящий из столбика с рыльцем (вверху) и завязью (внизу); в завязи видна семяночка, или семязачаток 5; 6 — цветоложе (по Н. А. Максимова, 1956)

взойдет только 1 процент их, то и тогда это составит 30 тысяч растений в год.

Семена образуются в результате полового процесса, или оплодотворения, которое состоит в слиянии двух половых клеток: мужской оплодотворяющей (спермии) и женской оплодотворяемой (яйцеклетки). Процесс оплодотворения совершается в цветках.

Рассмотрим цветок какого-нибудь широко известного древесного растения, например вишни (рис. 44). Он состоит из цветоложа, на котором расположены все части цветка: чашечка, образуемая зелеными чашелистиками; венчик, сложенный из белых лепестков и органов, образующих половые клетки — тычинки, и пестик. Число тычинок и пестиков в цветке бывает различным и колеблется у растений разных систематических групп от одного до нескольких десятков. Такой цветок называют обоеполым, так как он содержит тычинки с пылью, дающей спермию, и пестик,

имеющий внутри семяпочки яйцеклетку. Обоеполые цветки свойственны липе, клену, акации, а также плодовым — яблоне, груше, сливе. Но есть деревья, у которых одни цветки содержат только тычинки, другие — только пестики. Такие цветки называют однополыми. Они могут быть расположены на разных частях побегов одного и того же дерева, как у дуба, березы (растения однодомные), или на разных деревьях, как у осины, тополя, ивы (растения двудомные).

Собственно цветком являются тычинки и пестик, так как именно с их помощью происходит оплодотворение, а затем образование плодов и семян. Чашечка и венчик, составляющие вместе околоцветник, защищают тычинки и пестик от неблагоприятных воздействий среды, а ярко окрашенный венчик, кроме того, привлекает насекомых, помогающих опылению растений. Главной частью тычинок являются парные пыльцевые мешочки, или пыльники, в которых образуется пыльца. После созревания пыльники лопаются, и пыльца из них высыпается. Органом, образующим женскую половую клетку — яйцеклетку, является пестик, нижняя расширенная часть которого называется завязью. Внутри завязи находится одно или несколько (иногда очень много) овальных телец — семязачатков, или семязачатков. Каждая семяпочка имеет один или два покрова, которые не полностью смыкаются на конце, оставляя отверстие — семязвод. В центре семяпочки располагается клетка, во много раз крупнее остальных. Это зародышевый мешок, из которого развиваются главнейшие части будущего семени.

Незадолго до полного распускания цветка в зародышевом мешке образуется яйцеклетка. Происходит это так. Ядро, находящееся в центре зародышевого мешка, начинает делиться: сначала на два, затем на четыре, в результате образуется восемь новых ядер. Три из них направляются к одному концу зародышевого мешка, три — к другому, а два остаются посередине. Ядра, отошедшие к концам зародышевого мешка, обособляют вокруг себя некоторую часть цитоплазмы, образуя таким образом шесть клеток, которые остаются внутри общей оболочки клетки зародышевого мешка. Три клетки, лежащие ближе к семязводу, образуют яйцевой аппарат, одна из клеток которого и является яйцеклеткой, непосредственно участвующей в оплодотворении. Три других клетки располагаются на другом полюсе зародышевого мешка и имеют лишь вспомогательное значение. Наконец, два ядра, оставшиеся в центре зародышевого мешка, сливаются друг с другом и образуют так называемое вторичное ядро зародышевого мешка с двойным набором хромосом (все другие образовавшиеся клетки имеют ядра с одним набором хромосом). В это время семяпочка созрела, и яйцеклетка готова к оплодотворению.

Завязь пестика вверху переходит в столбик, имеющий на конце расширенную часть — рыльце — поверхность для восприятия пыльцы. Как только созреет цветок, происходит опыление.

Оно состоит в попадании пыльцы на рыльце пестика. Опыление происходит или с помощью насекомых (например, у липы, сирени, клена, плодовых), или ветра (у березы, осины, тополя, дуба, ясеня). Все хвойные также опыляются ветром. Цветки ветроопыляемых растений обычно не имеют развитого окрашенного венчика.

Каждая пылинка одета двойной оболочкой (наружной и внутренней) и содержит две клетки: округлую вегетативную и более вытянутую генеративную. Попад на рыльце пестика, пыльца прорастает. Наружная оболочка пылинки лопается, а внутренняя вытягивается в пыльцевую тру-

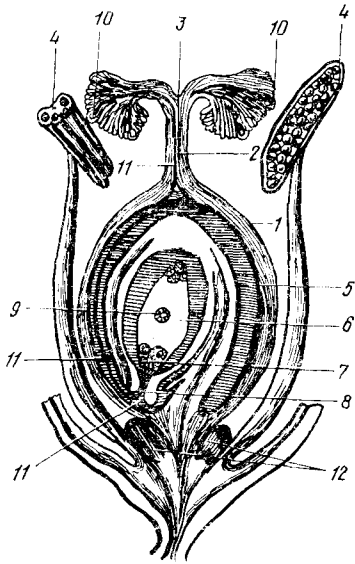


Рис. 45. Схема строения цветка под микроскопом:

1 - завязь; 2 - столбик; 3 - рыльце; 4 - две тычинки, пылинки одной разрезан поперек (слева), пылинки другой - вдоль (справа); 5 - семяпочка; 6 - зародышевый мешок; 7 - яйцеклетка; 8 - семязвод; 9 - вторичное ядро зародышевого мешка; 10 - прорастание пыльцы на рыльце пестика; 11 - пыльцевая трубка одной из проросших пылинки через семязвод проникла в семяпочку, зародышевый мешок и достигла яйцеклетки; 12 - нектарники (по В. П. Тимофееву, 1953)

бочку, которая растет вниз по столбику и через семязвод семяпочки достигает зародышевого мешка и яйцеклетки (рис. 45). К этому времени в конце пыльцевой трубки из генеративной клетки образуются две мужские половые клетки-спермии (рис. 46).

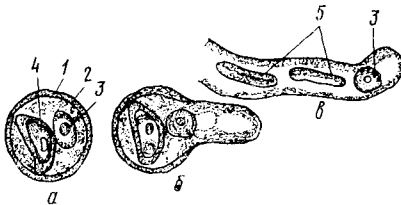


Рис. 46. Строение и развитие пыльцы:

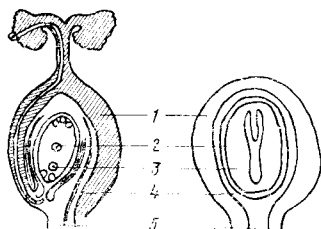
а - отдельная пылинка (пыльцевое зерно); 1 - наружная оболочка; 2 - внутренняя оболочка; 3 - вегетативная клетка; 4 - генеративная клетка; б - начало прорастания пылинки; в - конец прорастания трубки; 5 - спермии, образованные генеративной клеткой (по Г. В. Матвеевой, 1968)

Они содержат в своих ядрах, как и яйцеклетка, один набор хромосом. Через вскрывшийся конец трубки один из спермиев достигает яйцеклетки и сливается с ней. Ядро семязводки после оплодотворения содержит уже двойной набор хромосом. Второй спермий проникает в глубь зародышевого мешка и сливается с его вторичным ядром. Происходит, таким образом, очень своеобразное двойное оплодотворение, открытое в конце XIX века выдающимся русским ученым С. Г. Навашиним (1951). В результате этого процесса вторичное ядро зародышевого мешка содержит уже тройной набор хромосом. Оплодотворенная яйцеклетка (называемая

зиготой) интенсивно делится, растет и образует многоклеточное тело — зародыш будущего растения, лежащий внутри зародышевого мешка, в котором также происходят важные изменения. Вторичное ядро зародышевого мешка после слияния со вторым спермием начинает интенсивно делиться, и образуется множество мелких клеток, заполняющих всю полость зародышевого мешка, так что зародыш оказывается погруженным (либо сдвинутым в сторону) в образовавшуюся при этом особую ткань, называемую эндоспермом. Он накапливает питательные вещества, необходимые зародышу при прорастании семени. Вместе с ростом зародыша и эндосперма разрастаются покровы семяпочки, превращаясь в многослойную кожуру семени, а вся семяпочка — в семя. Клетки стенок завязи также разрастаются и изменяются, и завязь превращается в плод (рис. 47).

Рис. 47. Образование плода, семени и его частей (справа) после оплодотворения:

1 — из разросшихся стенок завязи образуется плод; 2 — из вторичного ядра зародышевого мешка возник эндосперм семени; 3 — из оплодотворенной яйцеклетки образовался зародыш семени; 4 — разросшиеся покровы семяпочки образовали кожуру семени; 5 — вся семяпочка образовала семя (по Г. В. Матусевой, 1968)



Несколько иначе происходит оплодотворение и образование семян у хвойных пород, у которых нет цветков. Вместо них образуются женские и мужские шишки, состоящие из центральной оси, вокруг которой спирально расположены чешуйки, несущие пыльцевые мешки с пыльцой, если это мужская шишка, или семяпочки, если шишка женская. Рассмотрим процесс оплодотворения у хвойных пород на примере сосны.

Весной на вершине побегов у сосны появляются маленькие красноватые шишечки, состоящие из чешуек, у основания которых сидят по две семяпочки. В нижней части побега находятся так называемые «колоски» — группы мужских шишечек, чешуйки которых несут по два пыльника с пыльцой. Пыльцы образуется много. Пылинка, попав на семявход семяпочки, прорастает и образует пыльцевую трубочку, достигающую яйцеклетки, расположенной в питательной ткани семяпочки. Сперматозоид, образованный одной из клеток пылинки, проникнув по пыльцевой трубке, оплодотворяет одну яйцеклетку. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш, который использует питательные вещества семяпочки. Разросшиеся покровы семяпочки образуют твердую кожуру семени. Плода здесь не образуется, поскольку у хвойных нет пестика, дающего начало этому органу. Хвойные относятся к голосемянным растениям, поскольку у них семя «голое» (рис. 48), не заключенное в плод, как у лиственных, которые относятся к покрытосемянным.

Формируется зародыш и созревает семя у сосны очень медленно. Опыление происходит весной, а оплодотворение откладывается до лета будущего года. Только к этому времени проросшая пыльцевая трубка пылинки достигает яйцеклетки, и происходит слияние половых клеток. После оплодотворения в течение второго

года женская шишка заметно растет и к ноябрю в ней созревают семена, которые вылетают из раскрывшихся шишек лишь в апреле. В общей сложности у сосны с момента опыления до созревания семян проходит 22—23 месяца.

Как мы уже видели, у лиственных деревьев разрастающаяся после оплодотворения завязь сразу образует плод, который внутри содержит семена. Плод защищает от неблагоприятных условий созревающие семена и часто способствует их распространению. Развиваясь из завязи, плод не всегда отражает ее строение. Так, у березы, липы, дуба в завязи содержится несколько семяпочек, а развивается из них лишь одна, и образуется односемянный плод. Разнообразие плодов у разных деревьев очень велико. Они могут быть сухими (желудь дуба, орешек липы) и сочными (костянка сливы, вишни, ягода винограда), односемянными (орех лещины) и многосемянными (боб акации).

Распространение семян так же, как и их образование, является очень важным для обеспечения сохранения и расселения

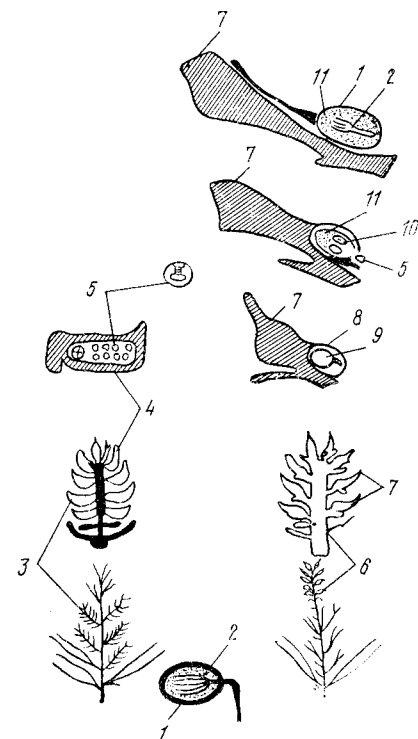


Рис. 48. Схема развития семени сосны:

1 — семя; 2 — зародыш; 3 — мужской колосок; 4 — женский; 5 — пыльца; 6 — женская шишечка; 7 — чешуйка, несущая семяпочку (семенная чешуйка); 8 — семяпочка; 9 — зародышевый мешок; 10 — яйцеклетка; 11 — эндосперм (по Г. В. Матвеевой, 1938)

деревьев. Для распространения семян у различных видов на плодах и семенах имеются разнообразные приспособления для лучшего использования различных природных факторов. Семена сосны, если имеют специальные выросты-крылышки, благодаря которым они легко подхватываются ветром и разносятся на значительные расстояния. Очень мелкие и легкие семена осины, тополя, ивы имеют летучки из волосков и также распространяются ветром. Многие сочные плоды поедаются животными и птицами; семена,

пройдя через кишечник и попадая в землю, прорастают. У ольхи семена имеют вырост — плавательную подушку для распространения по воде и т. д.

У каждого дерева в определенный период его жизни начинается ослабление плодоношения. Это первый наиболее явный признак начинающегося старения дерева. В этот период понижается сопротивляемость вредителям и болезням, начинается постепенно усыхать крона, понижается способность к вегетативному размножению. Лесоводы называют такие деревья особым термином — «перестой». У деревьев снижается интенсивность основных физиологических процессов: фотосинтеза, дыхания и др. В то же время старые деревья тратят на дыхание больше углеводов, чем молодые. Старение — период замедленного роста. Пока продолжается клеточный рост, старение еще не наступило. Резкое замедление роста — начало старения.

КАК ОСУЩЕСТВЛЯЮТСЯ ОСНОВНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ДЕРЕВА

Водный режим дерева

В растительную клетку любые вещества могут поступать лишь в растворенном виде. Вследствие этого следует коротко остановиться на явлениях диффузии и осмоса, чтобы лучше понять, ка-

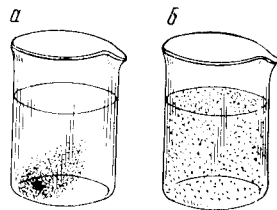


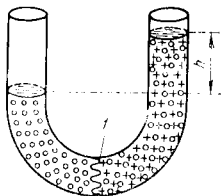
Рис. 49. Диффузия. В левый стакан бросили кристаллик краски, он начинает растворяться. Справа тот же стакан спустя некоторое время. Благодаря диффузии частички краски равномерно распределились во всем объеме воды (по А. Винчестеру, 1967)

ким образом поступают в клетку различные вещества и прежде всего вода, необходимая растению в наибольших количествах.

Если бросить в стакан с водой кристаллик марганцевокислого калия, то очень скоро вода окрасится в фиолетовый цвет. Это явление объясняется процессом диффузии. Молекулы красящего вещества свободно распределяются в воде равномерно по всему стакану (рис. 49). Так же будет растворяться и брошенный в стакан с чаем кусок сахара, с той лишь разницей, что молекулы сахара бесцветны и не окрашивают воду, а поэтому и сам процесс диффузии молекул сахара в воде не заметен для нашего глаза.

Представим себе, что диффундирующее вещество встречает на своем пути перепонку (грубую модель уже известной нам клеточ-

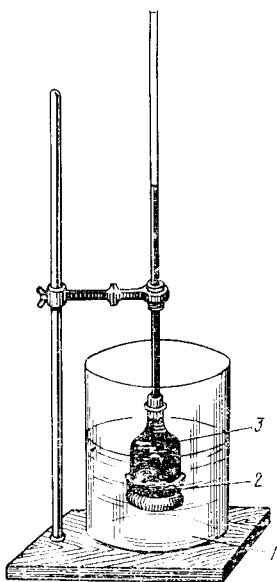
ной мембраны), более проницаемую для растворителя (в нашем примере воды) и менее проницаемую для растворенного вещества — сахара. Такие перегородки называются полупроницаемыми, а диффузия раствора через полупроницаемую перегородку получила название осмоса.



Возьмем *U*-образную стеклянную трубку, разделим ее на две равные половины вертикаль-

Рис. 50. Простейшая схема осмотической системы: 1 — полупроницаемая перегородка из целлофана; крестиками обозначены молекулы сахара, кружочками — молекулы воды (по Л. А. Пивакову, 1936)

но поставленной полупроницаемой перегородкой, приготовленной, например, из целлофана (или прозрачной пергаментной бумаги), затем в левую половину нальем воды, а в правую — раствор сахарозы на том же уровне. При этом вопреки закону сообщающихся



сосудов жидкости в правой и левой половинах трубки не останутся на одном уровне: в правой уровень жидкости будет заметно выше, чем в левой (рис. 50). Это объясняется тем, что молекулы воды быстрее проходят через полупроницаемую перегородку (из левой половины в правую), чем молекулы сахарозы (в обратном направлении). Очевидно, для установления равновесия в левой и правой половинах трубки надо преодолеть некоторое давление, равное разности уровней жидкости в правой и левой половинах (*h*). Давление это называется осмотическим, так как оно возникло в результате осмоса. Ведь стоит только убрать полупроницаемую перегородку, как оно исчезнет. Величина этого давле-

Рис. 51. Поднятие раствора в трубке осмометра: 1 — вода; 2 — полупроницаемая перегородка; 3 — раствор сахара (по Н. А. Максиму, 1958)

ния может быть довольно значительной. Чтобы убедиться в этом, надо взять специальный прибор, который так и называется осмометром, т. е. измеряющим осмос, небольшой стеклянный колокол затянута снизу целлофаном, а в верхнее отверстие с помощью пробки плотно вставить узкую (капиллярную) трубку. В колокол налить крепкий раствор сахара, подкрашенный вишневым сиропом, и погрузить в сосуд с водой. Довольно скоро раствор начнет подниматься по трубке на высоту около 1 метра. Причина поднятия раствора все та же — осмотическое давление. Вода быстро входит

через целлофан внутрь колокола, а сахара, если и выходит, то очень медленно. Общий объем раствора в колоколе увеличивается, и он начинает подниматься по трубке (рис. 51).

Растительная клетка в отношении поступления в нее воды представляет собой подобие осмометра. Как мы уже знаем, во взрослой растительной клетке цитоплазма прилегает узким слоем к внутренней поверхности оболочки. Большую же часть клетки занимает вакуоля с клеточным соком, представляющим собой растворы органических и минеральных веществ (см. рис. 13). Для воды и растворенных веществ оболочка и цитоплазма обладают различной проницаемостью. Оболочка пропускает воду и все растворенные в ней вещества. Цитоплазме же можно назвать полупроницаемой перепонкой, пропускающей воду, но почти не пропускающей находящиеся в ней вещества. Как видим, осмометр можно сравнить с растительной клеткой. Клеточный сок соответствует раствору сахарозы в осмометре, цитоплазма же выполняет роль по-

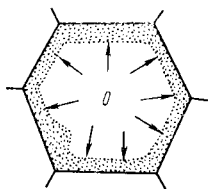


Рис. 52. Схема взрослой растительной клетки. Стрелками показано направление осмотического давления клеточного сока *O* (по Н. А. Максимова, 1958)

лупроницаемой перепонки. Если подвядшую растительную клетку опустить в воду, то вода начнет поступать через проницаемые для нее оболочку и цитоплазму в вакуолю с клеточным соком. Благодаря этому общий объем клеточного сока в клетке увеличится и он будет оказывать давление через цитоплазму на оболочку клетки. Такое давление называется осмотическим давлением клеточного сока (рис. 52). По мере поступления воды клеточная оболочка растягивается, объем клетки при этом увеличивается. Когда наступит предел растяжимости клеточной оболочки, поступление воды в клетку прекратится.

Если теперь поместить клетку не в чистую воду, а в раствор какого-либо безвредного вещества (например, сахарозы), более концентрированный, чем клеточный сок, то вода из клеточного сока будет отсасываться более крепким наружным раствором. Осмотическое давление клеточного сока в клетке будет ниже, чем в окружающем клетку растворе, и цитоплазма начнет поэтому постепенно отставать от оболочки. Такое явление называется плазмолизом. Отставание цитоплазмы произойдет сначала по углам клетки (вогнутый плазмолиз), затем она постепенно полностью отойдет от оболочки и примет округлую форму (выпуклый плазмолиз) — рис. 53. Плазмолиз наступает только в живых клетках, так как «убитая» протоплазма теряет свойства полупроницаемости. Наружный раствор легко проходит через слой такой цитоплазмы в клетку, концентрация растворов снаружи и внутри клетки становится одинаковой и плазмолиз не наступает.

Таким образом, плазмолиз является очень важным процессом, с помощью которого можно определить, живы ли клетки или же они погибли. Если, например, нужно узнать, насколько пострадало дерево от морозов после суровой зимы, тонкие срезы тканей побегов (а если надо, то и корней) помещают в концентрированный раствор сахарозы и исследуют под микроскопом. Наступление плазмолиза в клетках говорит о том, что они остались живы, а отсутствие плазмолиза свидетельствует об их гибели.

Как мы убедились, вода поступает в клетку осмотическим путем. Чем выше осмотическое давление клеточного сока, тем с большей силой он будет всасывать воду. Однако поступление воды в клетку зависит не только от осмотического давления клеточного сока. При поступлении в клетку вода оказывает гидростатическое давление через цитоплазму на оболочку, заставляя последнюю слегка растягиваться. Напряженная клеточная оболочка в свою очередь давит на содержимое клетки, препятствуя поступлению в нее воды. Чем больше воды поступает в клетку, тем сильнее становится давление клеточной

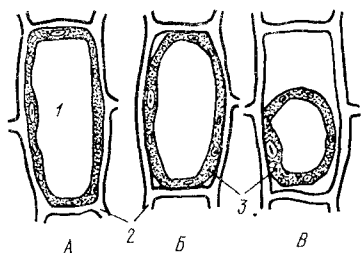


Рис. 53. Схема плазмолиза в клетке: А — клетка до начала плазмолиза; Б — начало плазмолиза; В — полный плазмолиз; 1 — вакуоли; 2 — оболочка; 3 — цитоплазма (по В. Г. Александрову, 1966)

оболочки на содержимое клетки. Это явление можно сравнить с накачиванием воздухом толстой автомобильной шины с помощью насоса. Сначала шина слегка растягивается и воздух идет в нее более или менее свободно, но затем она все больше и больше препятствует вхождению воздуха. Примерно то же происходит и с клеткой. Очень скоро клеточная оболочка перестает растягиваться и давление ее на содержимое клетки настолько возрастает, что полностью уравнивает силу осмотического давления клеточного сока, поступление воды в клетку при этом прекращается. В этот момент клетка будет полностью насыщена водой. Давление оболочки на содержимое клетки называется тургорным давлением и обозначается буквой T .

Таким образом, осмотическое давление клеточного сока O направлено центробежно, а тургорное T — центростремительно. Если клетка полностью насыщена водой, ее осмотическое давление полностью уравнивается тургорным ($O=T$). Практически такое состояние клеток может быть только у водных растений или у сухопутных во время длительных дождей. Обычно же деревья постоянно теряют воду в процессе испарения и их клетки находятся в состоянии некоторого недонасыщения водой. Осмотическое давление этих клеток будет не полностью уравнеше-

ваться эластическим противодавлением клеточных оболочек (тургорным давлением). Поэтому у наземных растений мы обычно имеем $O > T$. При достатке воды клетки этих растений будут всасывать ее до наступления полного равновесия между этими величинами, то есть до равенства O и T и исчезновения недонасыщения клеток водой. Обозначим величину этого недонасыщения буквой C . Тогда для наземных растений будем иметь $O > T$, или $O = T + C$, или, наконец, $C = O - T$. Величину C можно назвать сосущей силой клетки. Это и есть та сила, с которой клетка всасывает воду. Она, как видим, представляет собой разницу между осмотическим и тургорным давлениями. При полном насыщении клетки водой $O = T$ и значит $C = 0$. Наоборот, при завядании, т. е. при полной потере тургора, сосущая сила клетки имеет максимальную величину, она равна всему осмотическому давлению клеточного сока, т. е. $C = O$.

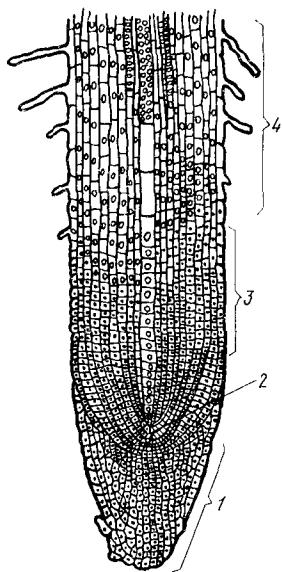
Вода является основной составляющей частью всего живого. Живые растительные клетки на 80—90% состоят из воды. Причем вода не просто растворитель, она активный структурный элемент белков и нуклеиновых кислот. Вода является одним из исходных продуктов фотосинтеза и одним из конечных при дыхании. Из тысячи частей поглощаемой воды в процессе питания усваивается только одна-две, остальные проходят через растение, поддерживая его ткани в напряженном состоянии, и испаряются в атмосферу. Потеря воды в процессе испарения, в особенности древесными растениями, огромна. Одна взрослая береза поглощает и испаряет в день 75 литров воды, а липа — 200 литров. Один гектар дубового леса в возрасте 100 лет испаряет за весенне-летний период как минимум 1200, а букового леса — 2070 тонн.

Вместе с поступающей из почвы водой растение обогащается и минеральными веществами. Поглощение воды корнями дерева, проведение ее по стволу к листьям и испарение в атмосферу Л. А. Иванов (1936) называет водообменом, или водным балансом дерева. Для успешного роста необходимо, чтобы этот баланс был все время положительным, т. е. чтобы трата воды соответствовала ее потреблению, а если и возникнет водный недостаток (дефицит), то он должен быть не очень большим и, что не менее важно, не слишком продолжительным. Как мы уже отметили, водообмен, или водный режим дерева, складывается из трех основных процессов: поглощения воды деревом (всасывание); передвижения воды по стволу к листьям; испарения (транспирации) воды листьями в атмосферу. Разберем каждый из этих процессов в отдельности.

Поглощение воды деревом (всасывание)

Из почвы дерево всасывает воду совсем не так легко, как например из заполненного водой сосуда. Прежде всего в почве мы имеем дело не с чистой водой, а с почвенным раствором, который

сам в зависимости от концентрации обладает той или иной сосущей силой. Чтобы вода поступала в растение, концентрация клеточного сока в клетках корня должна быть выше концентрации почвенного раствора. Кроме того, в зависимости от типа почвы (глинистая песчаная и др.) вода в ней оказывается в большей или меньшей мере связанной с основными частицами, неразложившимся перегноем и др.

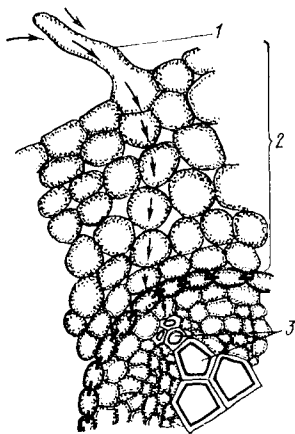


Дерево поглощает воду из почвы своими корнями. Однако во всасывании воды участвует далеко не вся корневая система. Наибольшая часть корней покрыта пробкой, не пропускающей воду, поэтому лишь проводит уже поглощенную воду в ствол, укрепляет дерево в почве и служит местом для отложения и хранения запаса орга-

Рис. 54. Строение всасывающего корня на продольном разрезе:

1 — корневой чехлик, защищающий конус нарастания от повреждений при продвижении в почве; 2 — конус нарастания (зона интенсивного деления клеток); 3 — зона растяжения клеток и роста корня; 4 — всасывающая зона, несущая корневые волоски (зона окончательной дифференциации клеток) — по В. Г. Хржановскому, 1968.

нических веществ. Всасывают воду в основном молодые растущие светло окрашенные корневые окончания (мочки) не толще 0,4 миллиметра, каждое из которых несет многочисленные корневые волоски — непосредственные органы всасывания (рис. 54).



Запас воды в почве, особенно в степной зоне, часто довольно скудный, поэтому добывание ее в столь значительных количествах, какие нужны дереву, — задача весьма трудная. Каким же путем она решается? Прежде всего развитием громадной корневой системы. Если при выращивании растений в специальных ящиках со стеклянной стен-

Рис. 55. Путь воды в корне (показан стрелками) от корневого волоска (1) через живые паренхимные клетки (2) и до сосудов корня (3) — по Н. А. Максимова, 1958

кой тщательно учитывать все корни, то только у одного экземпляра травянистого растения (ржи) общая длина всех корней оказывается равной 600 километрам! Ежедневный прирост корней дости-

гает 10 километров. У яблони 2—3 лет, по подсчетам В. А. Колесникова (1973), имеется 45 тысяч корней.

Вода поступает из почвы в корневой волосок, затем движется по живым паренхимным клеткам корня и, наконец, достигает соеда, расположенного в центре корня (рис. 55). Следить за всасыванием воды растением можно с помощью несложного прибора — потометра. Он представляет собой заполненную водой U-образную трубку, в одно колено которой через пробку вводится растение с корнями (у древесных для простоты можно взять только ветку), а в другое — капиллярная трубка с делениями (рис. 56). По передвижению водного мениска в капиллярной трубке можно легко судить о скорости, с которой растение всасывает воду.

Скорость всасывания воды растением зависит от внешних условий. Так, с понижением температуры почвы всасывание воды замедляется. Очень наглядно это продемонстрировал ученый-физиолог Ю. Сакс (Максимов, 1958). Горшок с теплолюбивым растением (например, табаком) он обкладывал кусками льда. Растение при этом довольно скоро увядало и вновь оправлялось, если лед убирала. Скорость падения всасывания при понижении температуры почвы неодинакова у разных растений. Южные виды резко сокращают или даже вовсе прекращают всасывание воды уже при температуре 6—8 градусов, тогда как растения средней и особенно северной полосы оказываются гораздо менее чувствительными к понижению температуры почвы. Например, наши озимые злаки и особенно растения районов вечной мерзлоты всасывают воду даже при 0,5—0,8 градуса. Однако большинство растений, в том числе и древесные, в большей или меньшей степени страдают на холодных почвах, которые содержат достаточное количество воды, но она часто оказывается для растений труднодоступной. Такие почвы называют физиологически сухими. К ним относятся, например, холодные болотные почвы. Интересно, что на таких почвах растения имеют приспособления к сокращению водоотдачи почти такие же, как у большинства обитателей засушливых мест. Например, типичные обитатели болот клюква и багульник имеют кожистые листья с загнутыми краями, слабо испаряющие воду.

Деревья весьма чутко реагируют на охлаждение почвы. Осенью, когда корни деревьев значительно сокращают всасывание воды из охлажденной уже почвы, а листья все еще довольно сильно испаряют ее, наступает несоответствие между количеством

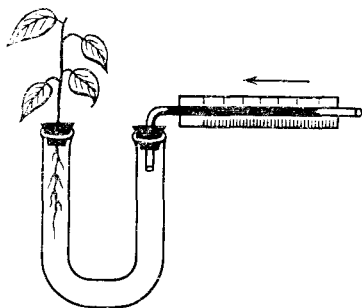


Рис. 56. Определение скорости всасывания воды растением с помощью потометра (по Н. А. Максимову, 1958)

получаемой и расходуемой воды. Это вызывает ответную приспособительную реакцию, в результате которой покрывается возникший водный дефицит: растения сбрасывают листья — основные органы испарения влаги.

Большую опасность для древесных пород представляют холодные почвы весной, когда днем довольно высокие температуры значительно нагревают кроны и стволы деревьев, а корни слабо сосут воду из не оттаявшей еще почвы. Растения в этом случае оказываются менее приспособленными к условиям, чем осенью, и поэтому могут страдать от высыхания. Если деревья небольшие, то, прикрывая их в особенно теплые дни, можно в значительной мере избежать опасности высыхания.

На всасывание воды деревом влияет содержание кислорода в почве. Вся деятельность корневой системы (поглощение воды, минеральных солей, сам рост корней) связана с интенсивным дыханием. Корням необходим постоянный приток кислорода. В этом легко убедиться, если добавить в потометр с водой углекислый газ, вытесняющий кислород. Всасывание воды растением при этом заметно уменьшится. Поэтому на плотных почвах с недостатком кислорода растения сильно отстают в росте или даже погибают. Так, вытаптывание почвы вокруг деревьев в парках и лесопарках часто приводит к их гибели. К корням перестает поступать живительный для них кислород и они начинают «задышаться». При этом резко сокращается приток воды в ствол дерева, к вершине она вовсе не поступает. Дерево начинает суховершинить, а затем постепенно и совсем усыхает. Уплотнение почв в лесу часто вызывается и неумеренной пастьбой скота, что также может препятствовать свободному доступу кислорода, особенно на глинистой почве.

Транспирация и ее значение для растения

Как уже отмечалось, из 1000 частей воды, поглощаемых растением, лишь полторы — две усваиваются им в процессе питания, остальные же (998) проходят через растение лишь для поддержания его тканей в напряженном состоянии и испаряются в атмосферу.

Испарение, т. е. переход воды из жидкого в парообразное состояние, — физический процесс. Однако у растений он зависит не только от внешних, но и от целого ряда внутренних, чисто физиологических причин, связанных с жизнедеятельностью клеток. Поэтому испарение воды растением, как процесс физиологический, было названо особым термином «транспирация». Основными органами транспирации являются листья (хвоя), которые покрыты кожицей из живых клеток с защитной жировой пленкой кутикулой, не пропускающей паров воды. Поэтому транспирация происходит главным образом через особые щелевидные от-

верстия в коже — устьица, способные открываться и закрываться, регулируя этим транспирацию (рис. 57). Каждое устьице образовано двумя клетками бобовидной формы, называемыми замыкающими. Внутренние стенки замыкающих клеток, образующие саму устьичную щель, утолщены, наружные же остаются тонкими. В отличие от остальных клеток кожи замыкающие клетки устьиц содержат хлоропласты, в которых образуется в процессе фотосинтеза сахар, переходящий затем в крахмал. Поскольку сахар растворим в воде и является поэтому осмотически деятельным веществом, с его образованием сосущая сила замыкающих клеток возрастает, а отсюда и приток воды в них увеличивается. Вода начинает с равной силой давить на все стенки замыкающих клеток. В силу различной толщины наружные стенки изгибаются сильнее и при изгибе неизбежно тянут за собою более толстые внутренние стенки замыкающих клеток. Устьичная щель при этом открывается. При переходе

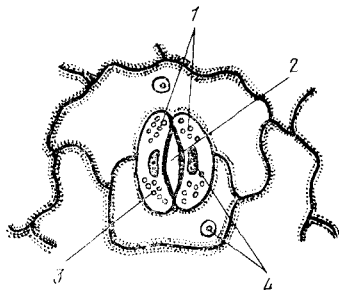


Рис. 57. Устьице (вид сверху — в плане): 1 — замыкающие клетки; 2 — устьичная щель; 3 — хлоропласты в замыкающих клетках; 4 — ядра в замыкающей и примыкающей клетках (по Н. А. Генкелю, 1962)

сахара в крахмал (осмотически недействительное вещество) сосущая сила замыкающих клеток уменьшается, излишек воды, распирающий клетки, выдавливается из них, и щель закрывается. На продольном разрезе устьичного аппарата видно, что устьичная щель ведет в межклеточное пространство — полость в мякоти листа (рис. 58).

Сам процесс транспирации заключается в следующем. Оболочки клеток мякоти листа, всегда пропитанные водой, отдают ее в виде пара в межклеточное пространство (межклетник). Чем сильнее нагрев солнечными лучами, тем быстрее образуется пар в межклетниках, который через устьичную щель выходит наружу. Величина транспирации часто бывает настолько значительной, что превышает поступление воды из почвы, вызывая длительное завядание, а иногда даже и гибель растений от высыхания. Тем не менее растение не может надолго закрыть устьица (например, во время засухи) и прекратить транспирацию, так как при этом прекратилось бы поступление углекислого газа, который также проходит в листья через устьица, и наступило бы углеродное голодание.

Таким образом, транспирация — физиологически неизбежный процесс потери воды растением, тесно связанный с углеродным питанием зеленых растений фотосинтезом. К. А. Тимирязев (1905) назвал транспирацию «необходимым злом», подчеркнув этим, что транспирация не только зло, но и один из важнейших

физиологических процессов, имеющий большое значение для растения. Транспирация создает непрерывно протекающий через растение ток воды, с которым перемещаются минеральные соли от корней к листьям и другим частям дерева. Она предохраняет растение от перегрева. Избыточная солнечная энергия тратится не на нагревание нежных тканей листа, а на превращение воды в пар. Ткани листа при этом несколько охлаждаются. Так, завядающие листья на солнце нагреваются на 4—6 градусов выше, чем насыщенные водой.

Определение величины транспирации производится разными способами, чаще всего весовым. Конечно, взвесить целое дерево трудно. Поэтому взвешивают отдельные ветки и при соблюдении определенных методических приемов, полученные данные переносят на целые деревья и даже насаждения. Срезание опытной ветки лучше всего производить под расплавленным парафином или под водой. Для этого нижнюю часть ветки, свободную от листьев, изгибают в сосуде с расплавленным парафином или с водой, держа конец вертикально вверх. Затем погруженную часть ветки быстро перерезают острым ножом или специальными ножницами (секатором). Тончайшие водные нити в сосудах и трахеидах дерева находятся в состоянии сильного натяжения. Поэтому при срезании ветки на воздухе последний срывается в сосуды вследствие сокращения водных нитей, в результате

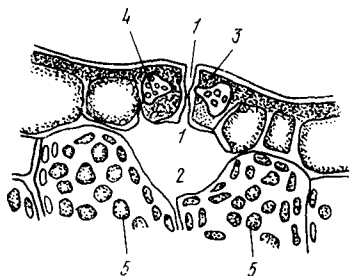


Рис. 58. Устьице в разрезе:

1 — устьичная щель, ведущая в межклеточное пространство (межклетник); 2 — сам межклетник, с поверхности которого выделяются пары воды; 3 — одна из замыкающих клеток; 4 — хлоропласты в замыкающих клетках; 5 — клетки мякоти листа с хлоропластами, выстилающие межклетник (по П. А. Генкелю, 1962)

этого транспирация скачкообразно возрастает. Если срезать ветку под расплавленным парафином или под водой, то воздух в сосуды не попадает и сохраняется естественное натяжение водных нитей. Срезанную ветку быстро взвешивают и закрепляют на 3—4 минуты на том месте, где она была срезана, после чего снова взвешивают.

Потеря веса зависит как от величины транспирации, так и от общей площади всех листьев опытной ветки. Но у двух веток, например клена остролистного и дуба, площадь листьев никогда не будет одинаковой. Как же можно сравнить транспирацию у этих деревьев? Для этого точно определяют площадь листьев на каждой ветке, а затем пересчитывают ее на площадь в 1 квадратный метр. Вес потерянной влаги, выраженный в граммах, пересчитывается на эту площадь и на единицу времени (обычно 1 час). Эта величина называется интенсивностью транспирации.

Она колеблется в различных условиях в пределах от 15 до 250 граммов на каждый квадратный метр в час днем и от 1 до 20 — ночью.

Сами устьица так малы, что на 1 квадратном миллиметре (это примерно величина булавочной головки) их бывает у разных растений от 50 до 500. У деревьев большинство устьиц находится на нижней стороне листа. На иглах хвойных устьица находятся в углублениях, выстланных зернышками воска, что защищает растение против излишней потери воды. Для хвойных это имеет особенно важное значение, так как большинство из них в отличие от лиственных не теряет хвою круглый год и даже зимой не прекращает водоотдачу.

Передвижение воды внутри дерева

Путь, который проходит вода по различным частям дерева, огромный. На разных участках этого пути вода встречает неодинаковое сопротивление, и поэтому движется с различной скоростью. От корневого волоска до сосудов корня вода движется по живым клеткам паренхимы (см. рис. 55), испытывая при этом огромное сопротивление, порядка 1 атмосферы на каждый миллиметр водного пути. С таким трудом водный ток может продвигаться лишь на миллиметры (как это и имеет место в корне), да и то очень медленно. Наиболее длинный участок своего пути (по корню и стволу) вода проходит по специальным проводящим элементам — сосудам и трахеидам (см. рис. 16). У лиственных пород водопроводящими элементами являются сосуды и трахеиды, у хвойных сосудов нет, и вода движется у них в основном по тонкостенным весенним трахеидам.

Вода поднимается по древесине ствола. Если на стволе снять кольцо коры, не повреждая древесины, то дерево еще долгое время остается живым, значит водный ток не нарушается (рис. 59). При погружении побегов на некоторое время в сосуды с подкрашенной водой окрашивается древесина, что убедительно показывает ее роль в проведении воды. Передвижение воды с растворенными минеральными солями вверх по стволу называется восходящим током. Этот термин надо понимать лишь в физиологическом смысле, так как иногда восходящий ток может двигаться и вниз, как например у деревьев с поникшей (плакучей) кроной (береза бородавчатая, ива плакучая и др.) — см. рис. 2.

Далеко не вся древесина ствола взрослого дерева проводит воду. Центральная его часть, так называемое ядро, выделяющееся более темной окраской у таких пород, как дуб (см. рис. 28), сосна, лиственница, вовсе не участвует в проведении воды, так как сосуды здесь закупорены тиллами, а в трахеидах тор прижат к отверстию окаймленной поры, что также закрывает доступ

воде. Наружная часть ствола, называемая заболонью, тоже не вся активно участвует в проведении воды.

Водный ток движется главным образом по широким сосудам и трахеидам весенней части годичного кольца. В свою очередь участие различных годичных колец древесины в проведении водного тока неодинаково. В основном водопроводящими являются внешние годичные кольца и среди них больше всего самое наружное. Объясняется это тем, что наружное годичное кольцо непосредственно переходит в дре-

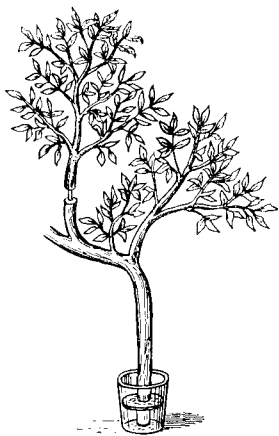


Рис. 59. Опыт с кольцеванием ветки, опущенной в воду. Листья на ветке выше кольца снятой коры не завядают, что свидетельствует о ненарушенности водного тока и доказывает передвижение воды по древесине ствола, а не по коре (по Л. А. Иванову, 1936)

весину однолетних ветвей, несущих листья и играющих важную роль в передвижении водного тока по стволу. Ученый-ботаник Страсбургер (Strasburger, 1967) ставил ветку акации белой в раствор красителя-эозина. Через некоторое время в трех наружных кольцах краска поднялась на 0,5 метра. На высоте 1,5 метра окрасилось два годичных кольца, а 2,5 метра — лишь самое последнее. В ветвях пихты эозин поднялся по пяти внешним кольцам, причем в кольцах, ближних к центру, в меньшем количестве.

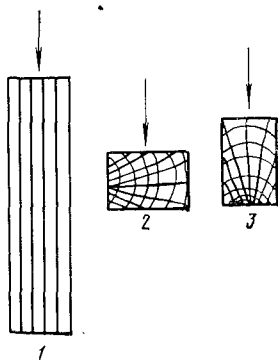


Рис. 60. Схема направления передвижения воды по древесине:

1 — продольное; 2 — тангенциальное; 3 — радиальное

Прохождение водного тока поперек ствола в радиальном (по радиусу) и тангенциальном (перпендикулярно радиусу) направлениях происходит гораздо труднее, чем в продольном (рис. 60). Сосуды древесины являются более совершенными проводящими элементами, чем трахеиды. Вследствие значительной длины сосудов водный ток встречает, как мы видели, примерно 10 поперечных перегородок на каждом метре пути. В трахеидах же, представляющих собой прозенхимные клетки, максимальная длина которых не превышает 0,5 сантиметра, таких перегородок сколо 200. Если еще учесть значительно большую ширину сосудов по сравнению с трахеидами, то проводимость древесины у лиственных деревьев будет значительно выше, чем у хвойных, причем разница достигает 5—

10-кратной величины в пользу лиственных пород. Оказалось, что проводимость древесины в значительной мере зависит от того, насколько ее проводящие элементы заполнены водой. Если проводящая система дерева вся заполнена водой, как это бывает у деревьев весной или после искусственного промачивания бруска древесины в воде, то проводимость ее становится настолько большой, что даже у хвойных при сильном смачивании верхнего среза бруска древесины вода тотчас же выступает на торце. Если же проводящие элементы содержат, кроме воды, еще и воздух, как это бывает обычно летом, то проводимость древесины резко падает даже под большими давлениями. Проводимость древесины, содержащей только воздух, также выше, чем у древесины, сосуды и трахеиды которой заполнены не только воздухом, но и водой. Именно поэтому при пропитке антисептиками стараются предварительно довести древесину до воздушно сухого состояния, когда все полости в ней заполнены только воздухом.

Скорость передвижения воды в дереве зависит от проводимости древесины и мощности двигателей водного тока. В различных годичных слоях водный ток встречает неодинаковое сопротивление своему передвижению и скорость его поэтому разная. С наибольшей скоростью вода движется в широких сосудах и трахеидах последнего годичного кольца. По направлению к центру ствола скорость водного тока убывает. По данным Ван Ша-Шэн (1964), скорость водного тока у растущих деревьев зависит также от состояния погоды: повышается с увеличением температуры и уменьшением относительной влажности воздуха. В зависимости от этих условий у 5—10-летних деревьев под Москвой скорость водного тока была: у дуба черешчатого 60—400 сантиметров в час; тополя бальзамического 20—400; березы бородавчатой 80—240; ели обыкновенной 5—50 сантиметров в час. Возрастание скорости водного тока с повышением температуры и понижением влажности воздуха объясняется увеличением транспирации.

Передвижение воды в дереве, если сравнить его со скоростью передвижения воды в водопроводе, происходит крайне медленно. Трата же воды в процессе транспирации нередко идет быстрее поступления. Поэтому может наступить несоответствие между количеством подаваемой корнями и испаряющейся влаги. Так, в летний жаркий день листья теряют тургор и завядают, а содержание воды в них убывает более чем на 30% от первоначального объема. Правда, такой дефицит за ночь пополняется, и к утру растение обычно вновь оправляется. Во время же сильных засух наступает длительное завядание, которое часто приводит к гибели дерева. Происходит это, однако, не сразу, так как значительный запас воды находится в стволе дерева. За счет этого запаса оно может определенное время покрывать избыточный расход воды на транспирацию. В связи с этим влажность древесины имеет суточные и годичные колебания. Так, по данным Л. А. Иванова (1936), влажность древесины ели составляла утром 65%, в полдень —

57% и вечером — 60%. В течение года эти колебания еще более значительны. Разница между максимальной и минимальной влажностью древесины составляет у сосны 20%, березы — 30%. Спасаясь от засухи, деревья также могут терять значительную часть своих листьев (вынужденный листопад).

Каковы же силы, заставляющие воду двигаться вверх по стволу на столь значительные расстояния? Величина этих сил должна быть такова, чтобы они могли преодолевать тяжесть самой воды при подъеме ее на высоту и сопротивление движению водного тока, зависящего от строения древесины и скорости водного тока. Как известно из курса физики, для подъема воды тратится по 1 атмосфере на каждые 10 метров высоты. Для преодоления сопротивления у лиственных пород тратится по 3 атмосферы на эту же высоту. Если добавить еще 1 атмосферу на поднятие самой воды, то выходит, что сила, движущая воду вверх по стволу при наибольшей скорости, должна быть в среднем 4 атмосферы на каждые 10 метров высоты подъема. Чтобы представить себе, насколько велика эта сила, напомним, что в водопроводе движущая сила составляет всего лишь $\frac{1}{1000}$ атмосферы на каждые 10 метров пути. Как видим, сопротивление движению воды по древесине ствола настолько велико, что для движения со скоростью в 30 000 раз меньшей, чем в водопроводе, дви-

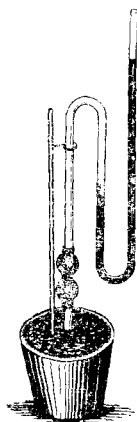


Рис. 61. Измерение корневого давления ртутным манометром (по П. А. Генкелю, 1962)

жущая сила должна быть большей в несколько тысяч раз.

Где же находятся столь мощные двигатели водного тока? Одним из них является корневое давление. Если срезать надземную часть какого-либо растения, то всасывание воды корнем не прекратится, о чем можно судить по выступающим каплям на оставшемся пне. Корень не только активно всасывает воду, но и с силой ее выдавливает. Так, если на пень от срезанного растения падеть с помощью резиновой трубки ртутный манометр, то ртуть в нем заметно поднимется (рис. 61).

Само явление вытекания сока, называемое пасокой, из перерезанного или только пораненного стебля называется «плачем» растения, а сила, поднимающая ртуть в манометре — корневым давлением. Его можно обнаружить и не повреждая растения, а поместив во влажную атмосферу, например под стеклянный колпак. В этом случае на кончиках листьев появляются капельки воды, сменяющиеся по мере стекания новыми. Такое явление называется гуттацией. В том, что гуттация действительно вызывается нагнетающим действием живых корней, легко убедиться, полив растение каким-либо ядовитым раствором. Едва только

корни растения окажутся отравленными, гуттация прекратится. Максимальная величина корневого давления наблюдается у древесных растений и составляет 2—3 атмосферы, у травянистых же — всего лишь доли атмосферы. Как видно из приведенных расчетов, для подъема воды на каждые 10 метров требуется 4 атмосферы и, следовательно, корневое давление может поднять воду менее, чем на 10 метров. Мало того, корневое давление достигает максимума весной до распускания листьев. Летом же, когда облиственная крона теряет наибольшее количество воды, у большинства деревьев оно бывает даже отрицательным. Если, например, нанести небольшую ранку на дереве и смочить ее водой, то она будет всасываться деревом, а не выделяться, как это наблюдается весной. Корневое давление способно поднимать воду в стволе дерева примерно на 5 метров и потому его часто называют нижним концевым двигателем водного тока.

С распусканием листьев начинает работать другой, более мощный двигатель водного тока — транспирирующие клетки листьев, или, иначе, присасывающее действие листьев. Механизм работы этого двигателя можно понять из следующего опыта. Длинную стеклянную трубку с припаянной наверху воронкой, плотно залитой гипсом, заполняют прокипяченной водой.

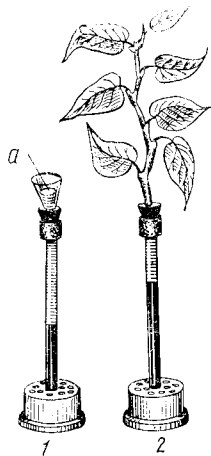


Рис. 62. Поднятие ртути в трубке в результате засасывания гипсовым блоком, пропитанным водою (1), и испаряющей веткой растения (2); а — гипсовый блок (по Э. Страсбургеру, 1967)

Нижним концом трубку опускают в сосуд с ртутью, чтобы в нее не попал ни один пузырек воздуха. Гипс в воронке, как мелкопористое вещество, густо пронизанное множеством мельчайших капилляров — микрокапилляров, пропитается водою. Через некоторое время вода начнет испаряться с поверхности гипса, в его микрокапиллярах возникнут вогнутые мениски, которые, стремясь выпрямиться, будут всасывать воду из трубки. Общая присасывающая сила всех водных менисков в капиллярах гипса будет настолько велика, что поднимет в трубке не только воду, но и ртуть выше барометрического уровня (рис. 62).

Тот же механизм капиллярного сосания лежит и в основе действия транспирации. Испарение воды в листе происходит с поверхности целлюлозных оболочек клеток (см. рис. 58), в которых бесконечные переплетения мицелл так же, как и в гипсе, образуют свои микрокапилляры с микроменисками. При усиленной транспирации увеличивается кривизна водных менисков, а значит, и их сосущая сила. Именно мениски в микрокапиллярах отсасывают воду сначала от более внутренних слоев оболочки,

обезвоживая их, а затем и от содержимого самой клетки, вызывая в ней появление сосущей силы, но уже не капиллярного, а осмотического характера. Общая сосущая сила всех клеток листьев передается по черешкам в сосуды ветвей и всего ствола дерева. Словом, если мы в названном приборе вместо воронки с гипсом вставим в трубку, пропущенную через пробку (для герметичности), ветку дерева, то результат будет тот же самый: ртуть в трубке поднимется выше барометрического уровня (760 мм) — см. рис. 62.

Сосущая сила всей кроны в дереве достигает 10—15 атмосфер, причем важно отметить, что присасывающее действие листьев — автоматически работающий механизм, который сосет воду тем сильнее, чем больше он ее расходует, т. е. испаряет в процессе транспирации. Если взять два одинаковых прибора и вставить в один из них ветку лиственного дерева, а в другой — хвойного (ветки должны иметь одинаковую листовую поверхность), то в первом приборе ртуть поднимется заметно выше, чем во втором. Объясняется это тем, что транспирация ветки лиственного дерева больше, чем хвойного.

Таким образом, основным двигателем, поднимающим воду по сосудам и трахеидам деревьев, является сосущая сила кроны, возникающая за счет потери воды листьями (или хвоей) в процессе транспирации. О том, что одного этого двигателя вполне достаточно для поднятия воды, можно судить хотя бы по тому, что срезанные и поставленные в воду ветки долго не завядают, особенно, если срезать их не на воздухе, а под водой, чтобы не нарушить натяжения водных нитей в сосудах и трахеидах древесины. Если букет цветов перед тем, как поставить в вазу, подрезать сантиметров на десять под водой, то он сохранит свою свежесть на несколько дней дольше, чем обычно.

Воздушное питание дерева (фотосинтез)

Химический состав разных растений неодинаков, но в среднем можно принять, что на долю углерода приходится около 45%, кислорода — 42%, водорода — 6,5%, азота — 1,5%, золы — около 5%. Таким образом, если не считать золы, то тело растения, в том числе и дерева, состоит в основном из четырех химических элементов: углерода, кислорода, водорода и азота. Откуда же берутся эти элементы? Кислород и водород растение получает из воды, в состав которой они входят. Об источнике азота мы скажем несколько позже. Откуда же берет дерево углерод, составляющий почти половину его сухого веса?

До XVII столетия считали, что все растения питаются «соками земли» примерно так, как это делают животные, усваивая свою пищу. Первым усомнился в этом ученый Ван-Гельмонт (Рубин,

1971). Он взял 80 килограммов тщательно высушенной земли, насыпал ее в бочку и посадил туда ветку ивы весом 2,25 килограмма. Через 5 лет, в течение которых растение поливали дождевой водой, а все опадающие листья собирали и взвешивали, выкопанная и очищенная от почвы ива весила 66 килограммов. Потеря же веса почвы составила всего 56 граммов. Стало ясно, что растение не могло так увеличить свой вес только за счет почвы. Ван-Гельмонт сделал, к сожалению, ошибочный вывод о том, что весь прирост веса произошел за счет воды.

Более 200 лет назад (1753 г.) гениальный русский ученый М. В. Ломоносов писал: «...Преизобильноеращение тучных деревьев, которые на бесплодном песку корень свой утвердили, ясно изъясняет, что жирными листьями жирный тук из воздуха впитывают, ибо из бессочного песку столько смолиной материи в себя получить им невозможно»¹. Несколько позже, в 1761 году, М. В. Ломоносов еще яснее высказался о воздушном питании растений: «Откуда ж новый сок сосны собирается и умножает возраст, о том не будет спрашивать, кто знает, что многочисленны иглы нечувствительными скважинками почерпают в себя с воздуха жирную влагу, которая тончайшими жилками по всему растению расходится и разделяется, обращаясь в его пищу и тело»².

В 1771 году английский ученый Д. Пристлей (Pristley, 1772) делает свой знаменитый опыт с мышью и веткой зеленого растения. Мышь погибала под стеклянным колаком. Если вместе с нею под колпак помещали ветку зеленого растения (мяты), она оставалась живой. Д. Пристлей сделал отсюда вывод, что зеленые растения «исправляют» воздух, испорченный дыханием животных. Однако скоро появились опровержения этого открытия, так как у других ученых получалось, что зеленые растения, как и животные, делают воздух негодным для дыхания и горения. Возникшее противоречие удалось разрешить Яну Ингенгузу в 1779 году, установившему, что очищение воздуха зелеными растениями действительно происходит, но только на свету, которому Д. Пристлей и другие ученые, повторявшие его опыт, не придавали никакого значения. В 1800 году швейцарский ученый Сенебье изучил это явление более тщательно и установил, что зеленые растения, очищая воздух, поглощают углекислый газ (в этом и состоит их воздушное питание) и выделяют кислород. В 1804 году другой швейцарский ученый Соссюр (De Saussure, 1804) выяснил количественную сторону этого процесса. Оказалось, что объемы поглощаемого углекислого газа и выделяемого кислорода равны и что одновременно с углекислым газом растение использует еще и воду. Этот процесс был назван фотосинтезом (от греческих слов

¹ Ломоносов М. В. Избранные философские произведения. М., Госполитиздат, 1950, с. 229.

² Там же, с. 409.

поглощает всю оставшуюся в колбе углекислоту, которую не успело усвоить растение. Для определения этой величины находящуюся в колбе щелочь титруют, т. е. приливают к ней по каплям щавелевую кислоту, пока между щелочью и кислотой не наступит химическое равновесие. Количество кислоты, использованной на титрование щелочи, и будет соответствовать остатку углекислоты, не усвоенной растением. Если пустую колбу выдержать несколько минут на воздухе рядом с опытной веткой, а затем налить в колбу щелочь и протитровать ее, то это покажет, сколько всего углекислого газа было в колбе. Отняв от этой величины первую, получим количество углекислоты, поглощенное веткой дерева. Поскольку ветки могут быть разными по размерам и с различным количеством листьев, определяют, как и при транспирации, их площадь. Интенсивность фотосинтеза выражают в миллиграммах углекислоты (CO_2), усвоенной 1 квадратным дециметром поверхности листьев в течение 1 часа ($\text{мг} \cdot \text{CO}_2 / \text{дм}^2$ в час).

Определить интенсивность фотосинтеза можно и по накоплению орга-

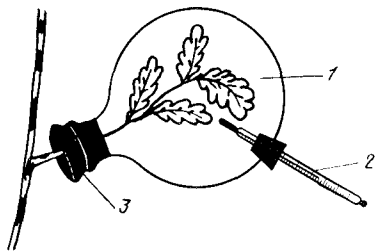


Рис. 63. Определение фотосинтеза с помощью стеклянной колбы:

1 — колба; 2 — термометр для контроля за температурой внутри колбы; 3 — разрезная пробка, герметически закрывающая входное отверстие

нического вещества, которое при этом происходит. Для этого пользуются так называемым методом листовых половинок. У многих древесных пород (дуб, береза, ива) хорошо заметна наиболее крупная (главная) жилка, проходящая посередине листа и как бы разделяющая его на две симметричные половинки. Каждая из этих половинок является более или менее независимой, так что, если одну из них удалить (ни в коем случае не повреждая главной жилки), то вторая может жить самостоятельно неопределенное время. В ней будут нормально протекать все физиологические процессы, в том числе и фотосинтез. Именно эту особенность и нужно учитывать при проведении опыта.

Утром на опытном дереве выбирают симметричный лист, одну половинку которого отрезают острыми ножницами вдоль центральной жилки, не повреждая ее. Вторая половинка листа остается на дереве в течение нескольких часов. Из взятой половинки листа пробочным сверлом вырезают одну или несколько круглых долек-высечек (в зависимости от площади листа и диаметра сверла) с известной площадью. Высечки высушивают в сушильном шкафу до полного выпаривания воды (когда вес листа уже не меняется) и тщательно взвешивают на специальных аналитических весах с точностью до сотых долей миллиграмма. Через несколько часов то же проделывают с половинкой листа, оставшейся на дереве. Высечки из этой половинки листа будут тяжелее, чем

из взятой утром. Однако следует учесть, что одновременно с фотосинтезом в листьях (как и во всех живых клетках дерева) идет противоположный процесс — дыхание, в результате которого происходит трата органического вещества, образованного за счет фотосинтеза. Поэтому то, что мы определили, является лишь разницей между количеством вещества, созданного за счет фотосинтеза и потраченного за счет дыхания. Эту разницу называют наблюдаемым или видимым фотосинтезом. Для определения истинной величины фотосинтеза к наблюдаемой интенсивности следует прибавить потерю (ввести поправку) на дыхание. Для учета потери углеводов на дыхание одновременно с первым берется второй лист растения, у которого на оставшуюся на дереве половинку листа надевают поочередно два пакета — сначала из черной, а на него из белой бумаги так, чтобы лист полностью был изолирован от света. В этой половине листа фотосинтез остановится из-за отсутствия света и будет идти только дыхание, для которого свет не нужен. Белый лист бумаги снаружи защитит лист от излишнего нагревания солнечными лучами. Во втором листе картина будет обратная: высеки из половинки листа, закрытой бумагой, будут легче, чем из взятой утром. Это и есть потеря органического вещества на дыхание. Привес первого листа с прибавленной к нему убылью второго и даст истинную величину фотосинтеза, выражаемую в граммах сухого вещества в расчете на 1 квадратный метр поверхности листьев в течение 1 часа (г/м^2 в час).

Основными органами фотосинтеза являются листья (у лиственных деревьев и хвоя у хвойных). Фотосинтез идет и в молодых, еще зеленых стеблях, клетки которых содержат хлоропласты, но его интенсивность намного слабее, чем в листьях. Фотосинтез протекает и в зеленых плодах, например у яблони, груши, причем по мере созревания плода фотосинтез падает из-за усиленного притока сахаров в созревающий плод.

Лист по своему внешнему строению и внутренней структуре является органом, специально приспособленным для фотосинтеза. Он имеет вид тонкой пластинки, хорошо улавливающей свет, состоит из мякоти, пронизанной густой сетью жилок. С поверхности листа легко сдирается кожица, покрывающая, как уже отмечалось, лист одним слоем клеток и несущая на себе жировую пленку-кутикулу. Густо разветвленная сеть жилок хорошо снабжает каждый участок листа водой, поступающей сюда по черешку, стволу и корням из почвы. По жилкам же оттекают в ствол образующиеся в листе сахара. Эти два встречных потока передвигаются по разным частям жилки, не мешая друг другу. Под микроскопом видно, что все клетки мякоти листа содержат хлоропласты (рис. 64). Кожица листа совершенно прозрачна и сквозь нее легко проходит солнечный свет внутрь листа. Мякоть листа неоднородна. Верхняя ее часть состоит из клеток, расположенных «столбиками» — перпендикулярно поверхности листа. Эту часть ткани называют столбчатой тканью или палисадной паренхимой. Ниж-

няя часть мякоти листа состоит из рыхло расположенных клеток с большими межклетниками — промежутками, заполненными воздухом. Такая рыхлая ткань напоминает губку, за что она и получила название губчатой ткани, или губчатой паренхимы.

Углекислый газ проходит в лист через устьичные щели кожицы, расположенные, как уже отмечалось, у древесных растений преимущественно на нижней стороне листа. По рыхлой ткани углекислый газ легко проникает к каждой клетке и растворяется

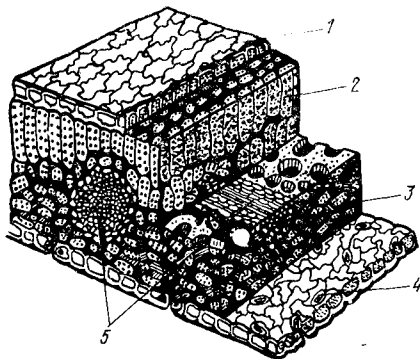


Рис. 64. Кусочек, вырезанный из листа зеленого растения (увеличено в 100 раз):

1 — верхняя кожица; 2 — плотная мякоть верхней стороны листа (столбчатые клетки); 3 — рыхлая мякоть (губчатые клетки); 4 — нижняя кожица с устьицами; 5 — мелкая жилка в поперечном (слева) и продольном (справа) разрезах; в клетках мякоти листа видны зеленые зерна — хлоропласты (по Н. А. Максиму, 1958)

в воде, пропитывающей оболочку. При этом получается раствор угольной кислоты, который проникает в клетку и жадно поглощается хлоропластами. Структура хлоропластов очень сложна (см. рис. 12). Напомним лишь, что в хлоропластах содержится хлорофилл сложного химического строения, заключенный в особые частицы, граны, погруженные в бесцветную основу хлоропласта строму. Хлорофилл

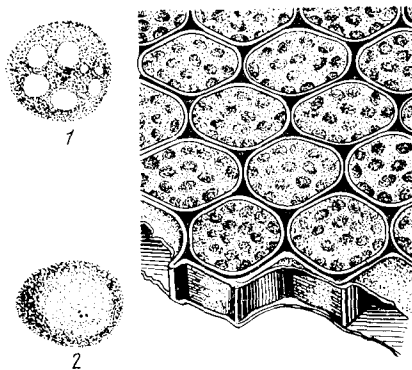


Рис. 65. Часть листочка зеленого мха мниума под микроскопом. Справа клетки с хлоропластами внутри, слева отдельные хлоропласты при более сильном увеличении:

1 — хлоропласт с крахмальными зернами, образовавшимися на свету; 2 — хлоропласт, не содержащий крахмальных зерен после долгого пребывания в темноте (по Н. А. Максиму, 1966)

легко извлекается из листа спиртом. В этом очень легко можно убедиться, если тонкие, почти прозрачные листочки зеленого мха мниума (рис. 65) выдержать несколько часов в спирте. Они обесцветятся, а спирт позеленеет. Поместив обесцвеченный лист под микроскоп, можно обнаружить хлоропласты, которые потеряли зеленую окраску и выглядят как бесцветные овальные тельца. Перейдя из листа в спирт, хлорофилл теряет способность к фотосинтезу, который происходит лишь при взаимодействии хлорофилла

с белковыми веществами стромы хлоропласта. Кроме того, при нарушении структуры хлоропласта фотосинтез прекращается. Все это показывает, насколько сложно устроен хлоропласт.

Сам механизм поглощения хлорофиллом солнечной энергии и направления ее на восстановление углекислого газа до углеводов очень сложен и не до конца еще разгадан. Из всего солнечного спектра хлорофилл наиболее интенсивно поглощает часть красных лучей и сине-фиолетовых. Зеленые лучи почти полностью отражаются хлорофиллом, что и придает ему изумрудно-зеленую окраску. Чтобы в этом убедиться, надо пропустить луч света через налитый в пробирку раствор хлорофилла, а затем разложить этот луч на составляющие с помощью трехгранной призмы, называемой спектрокопом. При этом в красной и сине-фиолетовой частях полученного таким путем спектра появятся темные полосы, свидетельствующие об интенсивном поглощении этих лучей хлорофиллом. Солнечный свет, попадая на молекулу хлорофилла, приводит ее в возбужденное состояние, в результате чего образуется так называемая аденозинтрифосфорная кислота (АТФ) — универсальный источник энергии в клетке.

Как уже было отмечено, одним из конечных продуктов фотосинтеза является сахар-глюкоза, другим — кислород. Накопившийся в течение дня сахар ночью оттекает из листа. Днем тоже происходит отток, но слабее, и часто образовавшиеся сахара, чтобы не мешать дальнейшему процессу фотосинтеза, здесь же в листе выводятся из реакции, превращаясь в крахмал. Это первый видимый продукт фотосинтеза, который легко обнаружить в листе действием йода, от которого крахмал синеет. Если подействовать йодом на обесцвеченный спиртом лист мха, то хлоропласты окрасятся в бурый цвет, но в каждом из них будут заметны темно-синие, почти черные крупинки крахмала.

Крахмал образуется в зеленом листе только на свету. Мало того, существует очень тесная зависимость между силой света и количеством накопленного крахмала. Особенно наглядно это можно видеть, проделав следующий опыт. Какое-либо комнатное растение (например, герань-пеларгония) несколько дней выдерживают в темноте, чтобы листья полностью освободились от крахмала. Затем один лист прикрывают прикрепленным к нему обыкновенным фотографическим негативом, и растение выставляют на несколько часов на яркий свет. В течение этого времени в результате фотосинтеза в листе успеет образоваться крахмал. После этого лист, который был прикрыт негативом, кипятят в спирте (делать это можно только на водяной бане, т. е. спирт налить в стакан из огнеупорного стекла, а стакан поместить в металлический сосуд, поставленный на электрическую плиту). Кипячение в спирте следует вести до полного обесцвечивания листа, когда он станет совершенно белым. Затем лист помещают на дно плоской стеклянной чашки и заливают раствором йода. Соотношение между силой света, пропускаемого негативом, и степенью

посинения разных участков листа от различного количества крахмала окажется очень четким. Под самыми светлыми участками негатива, почти не задерживающими света, лист сильно посинеет от обилия накопленного крахмала. Части листа, оказавшиеся под наиболее темными местами негатива, будут вовсе лишены крахмала и лишь пожелтеют от йода. Все остальные участки листа дадут целую шкалу промежуточных степеней и оттенков окрашивания, так что на листе получится отпечаток портрета с негатива, как на фотографической бумаге (рис. 66).

Взрослое дерево, как уже указывалось, в почве ветвится многочисленными корнями, следуя за влагой и растворенными в ней

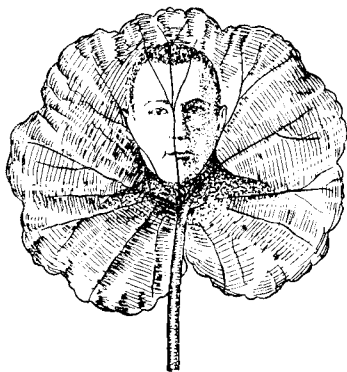


Рис. 66. Отпечаток с негатива, полученный с помощью крахмальной пробы (по В. А. Новикову, 1961)

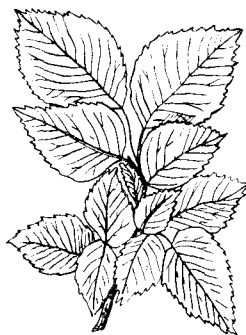


Рис. 67. Листовая мозаика вяза вследствие определенной ориентировки листьев по отношению к свету (по Л. А. Иванову, 1936)

питательными минеральными солями. Верхняя часть дерева — крона, несущая листья или хвою, устремляется навстречу солнечному свету. Общая поверхность всех листьев (или хвои) в 5—10 раз больше площади, занимаемой деревом. Так, 198 деревьев бука на площади в 1 гектар имели 23,6 миллиона листьев общей площадью 5,6 гектара. У 790 деревьев ели на 1 гектаре в возрасте 55 лет было 4128 миллионов хвоинок общей площадью 12,8 гектара.

Листья на дереве расположены в виде так называемой листовой мозаики. Это значит, что каждый лист полностью не затеняет соседние или находящиеся непосредственно под ним (рис. 67). Особенно хорошо это выражено у бука, под пологом которого обычно бывает особенно густая тень, так как сюда почти не проникают прямые солнечные лучи из-за перехватывания их многочисленными листьями густой кроны.

Казалось бы, раз растения так стремятся за каждым лучом солнечного света, то наилучшего своего развития они должны достичь при максимальном солнечном освещении. На самом деле это далеко не так, и все обстоит гораздо сложнее. Для фотосинтеза и для общего развития разным растениям требуется различное количество солнечного света. Особенно велико это различие у травянистых растений. Например, известный степной сорняк подсекольник, или **щирица**, может расти только на совершенно открытых местах и даже малейшее затенение заметно подавляет его развитие. Такие растения называют **светолюбивыми**. В то же время часто встречающийся в лиственных лесах дубровник совершенно не переносит открытых мест и наилучшего своего развития достигает при значительном затенении,



Рис. 68. Развитие тенелюбивого растения дубровника (слева) и светолюбивого — подсекольника при различной степени освещения. Растения, отмеченные цифрой 4, получили полный свет, цифрой 3 — три четверти, цифрой 2 — половину, цифрой 1 — одну треть полного освещения (по Н. А. Максиму, 1966)

когда **щирица** уже почти отмирает от недостатка света (рис. 68). Такие виды растений, как дубровник, называют **тенелюбивыми**. Конечно, эти два растения представляют собой две крайние противоположности по отношению к свету. Между ними находятся виды, занимающие промежуточное положение, способные переносить большую или меньшую степень затенения, такие растения называют **теневыносливыми**.

Если говорить только о древесных растениях, то среди них как раз нет крайних тенелюбов, вроде дубровника, и их можно разбить на две категории: **светолюбивые** и **теневыносливые**. Опять-таки есть очень светолюбивые деревья и крайне теневыносливые, а между ними — промежуточные виды. Все они отличаются друг от друга мерой (степенью) **светолюбия** или **теневыносливости**. Для определения степени **светолюбия** немецкий ученый **Визнер** (Максимов, 1958) поступал следующим образом. Он находил наиболее затененный участок, где еще встречался данный вид растения, измерял здесь **освещенность** в полдень и сравнивал ее

с освещенностью на совершенно открытом месте, принятой за единицу. Получалась дробь, показывающая, какой частью полного солнечного освещения может довольствоваться данный вид. Чем меньше дробь, тем более теневыносливым является растение, и наоборот. По Визнеру, наши наиболее распространенные древесные породы могут существовать при следующих степенях освещенности (в долях от полного солнечного света):

Лиственница	1/5	Ель	1/28
Береза	1/7	Клен	1/55
Сосна	1/9	Бук	1/60
Дуб	1/25	Самшит	1/100

Полученный ряд представляет собой шкалу светолюбия группы древесных пород, в начале которой стоят самые светолюбивые, а в конце — наиболее теневыносливые. Эта шкала может быть и более полной, содержащей большее количество видов, но принцип построения ее остается тем же. В приведенной шкале самшит оказался в 20 раз теневыносливее, чем лиственница, а лиственница — соответственно в 20 раз светолюбивее самшита. Но это еще не предел теневыносливости зеленых растений. Так, водоросли, живущие в почве на глубине до 10 сантиметров, могут довольствоваться $\frac{1}{2500}$ частью света. Для измерения интенсивности света Визнер пользовался фотографической бумагой, которая выставлялась на свет, и по скорости ее потемнения (замеченной по секундомеру) он судил об относительной освещенности данного места. Сейчас освещенность измеряется более точно специальными приборами (люксметрами и др.).

Светолюбивые и теневыносливые деревья отличаются по внешнему виду. Светолюбивые деревья имеют редкую крону, стволы их быстро очищаются от нижних сучьев, которые отмирают вследствие светового голодания. Такова лиственница, крона которой со всех сторон насквозь пронизана светом, так что он достигает каждой отдельной хвоинки. Белоствольная береза кажется сама излучает свет, отражая его стволом и ветвями. Крона ее также редкая, и свет проникает ко всем листьям. Под пологом лиственничного и березового леса всегда имеется густой травяной напочвенный покров. Теневыносливые породы имеют густые пирамидальные кроны с нижними сучьями, спускающимися почти до поверхности почвы. Часто в таких насаждениях почти нет травяного напочвенного покрова. Под пологом леса из таких пород царит полумрак. Примером могут служить еловые, буковые и пихтовые леса.

Интенсивность света неодинакова даже в различных частях одного и того же дерева. Снаружи кроны света больше, чем внутри. В связи с этим листья на периферии и внутри кроны имеют различное анатомическое строение. В первом случае развивается так называемый световой тип листа, во втором — теневой. Главное отличие этих листьев состоит в том, что в световом листе сильнее развита столбчатая ткань, которая лучше приспособлена

для использования прямых солнечных лучей. Она располагается в два, а иногда и в три слоя. В теневом листе столбчатой ткани всего один слой (нередко она вовсе отсутствует), зато гораздо мощнее губчатая ткань (см. рис. 64), полнее улавливающая рассеянный свет, господствующий внутри кроны. Этому же способствуют большее количество хлорофилла и более крупные хлоропласты в листьях теневыносливых деревьев (бук, тис), по сравнению со светолюбивыми (лиственница, акация белая).

Посмотрим, как же идет фотосинтез у светолюбивых и теневыносливых деревьев при различной степени освещенности. Это очень наглядно показал Л. А. Иванов (табл. 1). У лиственных

Таблица 1

Влияние степени освещенности на интенсивность фотосинтеза
(мг CO_2 на 1 грамм сырого веса листа или хвои в 1 час)
у разных древесных пород

Породы	Освещение в процентах от полного солнечного		
	1	30	100
Хвойные светолюбивые:			
сосна	-0,08	2,4	3,3
лиственница	-0,06	3,1	4,4
Хвойные теневыносливые:			
ель	0,06	1,6	1,7
пихта	0,13	3,4	2,6
Лиственные светолюбивые:			
дуб	-0,12	2,5	4,1
ива	0,03	4,2	8,0
береза	0,18	6,0	9,4
Лиственные теневыносливые:			
клен	0,51	4,9	5,0
липа	0,69	6,3	8,3

Примечание. Знак минус перед цифрой означает, что при этом наблюдалось не поглощение, а выделение CO_2 за счет дыхания.

деревьев фотосинтез идет интенсивнее, чем у хвойных при всех трех степенях освещения. Правда, из хвойных лиственница ассимилирует почти так же, как лиственные, а из лиственных — дуб столь же слабо, как хвойные. Более высокий фотосинтез у лиственных связан со структурой плоского листа, лучше приспособленного к ассимиляции (плоская пластинка, лучше улавливающая свет, хорошо развитая столбчатая ткань и т. д.). Среди хвойных наиболее интенсивно ассимилирует пихта, тогда как ель отличается слабым фотосинтезом при любой интенсивности света. Из лиственных наибольший фотосинтез у липы и наименьший у дуба. Таблица показывает также, что теневыносливые породы наиболее заметно отличаются от светолюбивых при слабом освещении, когда первые ассимилируют энергичнее. При дальнейшем увели-

чении света (до 30%) различия в фотосинтезе у светолюбивых и теневыносливых пород уменьшаются. Наконец, при приближении к полному солнечному освещению фотосинтез у светолюбивых пород (особенно у хвойных) становится выше, чем у теневыносливых. Более слабый фотосинтез у хвойных компенсируется более длительным периодом их ассимиляционной деятельности (непадающая хвоя), приблизительно 3 месяца, и поэтому общая продуктивность у хвойных и лиственных оказывается примерно равной.

Познакомившись коротко с влиянием света на фотосинтез, посмотрим теперь, как связан этот процесс с содержанием в атмосфере основного «сырья» для построения тела дерева — углекислого газа. В том, что углекислый газ необходим для фотосинтеза, убедиться нетрудно. Для этого любое зеленое растение надо поместить под стеклянный колпак вместе с чашкой, в которую налита едкая щелочь, жадно поглощающая углекислый газ. Для сообщения с наружным воздухом вверху колпака оставляют отверстие, в которое через пробку вставляют трубку, заполненную кристаллической щелочью. В таких условиях вес растения не будет увеличиваться, в нем не будет накапливаться крахмал и оно начнет голодать.

Мы уже говорили о том, что в среднем воздух содержит 0,03% углекислого газа, т. е. 3 части на 10 тысяч. В процессе многовековой эволюции растения приспособились усваивать углекислый газ даже при таком его содержании в воздухе.

Лист дерева является чрезвычайно эффективным органом для поглощения углекислого газа. Как мы уже знаем, углекислый газ поступает в лист через устьичные щели. Хотя площадь всех устьичных щелей составляет лишь 1 процент от площади листа, углекислый газ устремляется в них с очень большой скоростью. Несмотря на это, увеличение содержания CO_2 в воздухе в 10 раз (с 0,03 до 0,3%) усиливает фотосинтез хвойных сосны. Это свойство используется при выращивании растений в оранжереях, теплицах, а также в открытом грунте. Углекислый газ можно подводить по трубам от близлежащих промышленных предприятий, выбрасывающих огромные количества его в воздух, но при этом следует предварительно очистить промышленную углекислоту от содержащихся в ней вредных примесей. Успешный рост растений в парниках связан не только с повышением температуры, но и с обильным питанием углекислотой, выделяемой разлагающимся навозом. Следует только помнить, что слишком высокая концентрация CO_2 (1—2% и выше) вредна для человека, да и для растений. Надо также иметь в виду, что максимального эффекта от подкормки углекислотой можно добиться лишь при достаточном освещении. Это особенно важно учитывать в теплицах и оранжереях, где нередко не хватает света.

В лесу идет постоянное выделение CO_2 почвой в процессе разложения органических веществ различными микроорганиз-

мами (так называемое «дыхание» почвы). Вследствие этого в нижних слоях воздуха содержание CO_2 может быть выше обычного (до 0,08%). Это помогает выживать в таких условиях теневыносливым растениям, компенсировать до некоторой степени острый недостаток света, который они испытывают. В более высоких слоях воздуха (в зоне крон деревьев) в летние дни наблюдается снижение CO_2 (до 0,02% и менее) вследствие интенсивного поглощения его в процессе фотосинтеза. Ночью эта убыль вновь пополняется, так как фотосинтез прекращается, а идет только дыхание почвы и дерева, сопровождающееся выделением углекислого газа в воздух.

Как же связан фотосинтез с накоплением (приростом) органического вещества в дереве? Поскольку фотосинтез — единственный процесс, создающий органическое вещество (более 90% сухого веса дерева), казалось бы, прирост его должен находиться в прямой зависимости от фотосинтеза. На самом же деле все обстоит сложнее. Прежде всего в дереве одновременно с фотосинтезом идет противоположный процесс — дыхание, заключающееся в расходе органического вещества. Поэтому в простейшем случае прирост P органического вещества в дереве представляет собой разницу между фотосинтезом Φ и дыханием D : $P = \Phi - D$. Однако здесь подразумевается лишь интенсивность фотосинтеза и дыхания и не учитываются соотношения производящих и потребляющих частей дерева, а также время, в течение которого происходят фотосинтез и дыхание. Кроме того, сам прирост органического вещества в дереве делится на основной, наиболее ценной части дерева — ствола, и прирост других частей, на создание которых тратится органическое вещество, но которые не входят в хозяйственно ценную часть лесного дерева — листьев, хвои, ветвей, почек, плодов и пр. С учетом всего этого Л. А. Иванов так выразил связь между фотосинтезом и приростом органического вещества:

$$M + m = \phi \cdot P \cdot T - d \cdot P_1 \cdot T_1,$$

где M — сухой вес растения; m — вес частей, не вошедших в хозяйственно ценную часть; ϕ — средняя интенсивность фотосинтеза; P — рабочая площадь фотосинтеза; T — рабочее время фотосинтеза; d — средняя интенсивность дыхания; P_1 — масса живых (дышащих) частей дерева; T_1 — время дыхания дерева.

Несколько слов об этих составляющих. Интенсивность фотосинтеза в природных условиях меняется мало. Наибольшей она бывает у растений в крайних условиях существования: в пустынях, в горах и т. д. Поэтому прирост дерева происходит не за счет интенсивности фотосинтеза, а за счет его рабочей площади. На первый взгляд, за эту величину следует принимать поверхность всех листьев (или хвои) дерева. На самом же деле эти величины не равны друг другу. Несмотря на наилучшее размещение, о котором мы уже говорили (листовая мозаика), листья все же в какой-то степени

затеняют друг друга. Поэтому нижние листья дерева в среднем за сутки не только не дают прибыли в приросте, но, наоборот, сами становятся потребителями органических веществ, так как их ассимиляция не покрывает даже расходов на собственное дыхание. Поэтому рабочая поверхность фотосинтеза у дерева обычно меньше листовой.

Действительное рабочее время фотосинтеза также оказывается меньше возможного, за которое иногда принимают весь световой день. В течение дня лист не всегда работает с накоплением органического вещества. В жаркие летние дни, особенно в полдень, листья часто вместо поглощения начинают выделять углекислоту (так же, как это бывает при недостатке света,— см. табл. 1). Дождливое время также следует вычитать из общего рабочего времени. Сюда же надо отнести весь период с температурой воздуха ниже — 6 градусов. Дыхание складывается из средней интенсивности дыхания, массы дышащих частей и времени дыхания. Надо отметить, что масса дышащих частей и время дыхания во много раз превышают соответствующие величины для фотосинтеза. Ведь фотосинтез происходит только днем и только в листьях или хвое, да и то, как мы видели, не во всех, тогда как дыхание идет непрерывно днем и ночью во всех живых клетках каждой части дерева. Отсюда становится очевидно, что для накопления органического вещества в дереве фотосинтез должен в несколько раз превышать дыхание. Величина же траты веществ на дыхание весьма значительна и составляет 20—30 и даже 50% общего количества органических веществ, созданных за счет фотосинтеза. На этом основании некоторые ученые считают, что прирост органического вещества в дереве легче увеличить путем мер, ограничивающих дыхание, чем мер, стимулирующих фотосинтез. К сожалению, пока не выработано практических мер, ограничивающих дыхание, по крайней мере в лесу. В теплицах же и оранжереях при подкормке растений углекислотой происходит не только увеличение интенсивности фотосинтеза, но одновременно и снижение дыхания, так как углекислый газ, являясь продуктом дыхания, задерживает этот процесс.

Передвижение и превращение органических веществ в органах дерева

Образовавшиеся в процессе фотосинтеза углеводы (сахара) должны передвигаться из листьев к местам их потребления по всему дереву. Главными потребителями углеводов являются побеги и корни, которые всасывают воду и минеральные соли, постоянно разрастаются в почве и поэтому нуждаются в непрерывном притоке органических веществ, которых они сами создать не могут. Значит,

углеводы должны пройти по всему дереву, т. е. преодолеть расстояние в несколько десятков метров. Передвижение углеводов из листьев вниз по стволу к корням и другим местам потребления называют нисходящим током. Его направление тоже не всегда соответствует названию. Ток органических веществ движется также от листьев вверх — к растущим точкам роста, распускающимся цветкам и созревающим плодам. Поэтому нисходящий ток часто называют просто током пластических веществ.

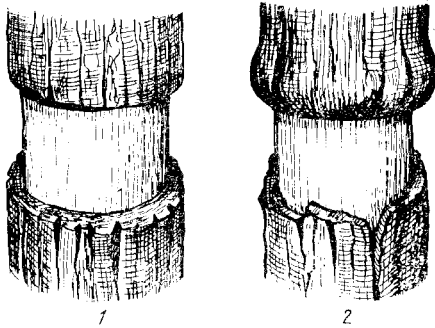


Рис. 69. Окольцованная ветка дерева:

1 — сразу после снятия коры; 2 — через пять недель (по В. А. Повникову, 1961)

Нисходящий ток движется по лубу дерева, а не по древесине. Для доказательства этого применяют уже известный нам метод кольцевания, т. е. снимают на стволе или ветке дерева кольцо коры до древесины. При этом водный ток не прерывается, так как вода движется по древесине. Органические же вещества, дойдя до кольцевой вырезки, останавливаются и дальнейшее их передвижение прекращается. Со временем можно увидеть, что пластические вещества накапливаются над кольцом, образуя наплыв (рис. 69), тогда как части растения, расположенные ниже кольца, проявляют признаки голодания. Особенно нагляден этот опыт с веткой плодового дерева (рис. 70).

Плодоводы используют это явление для искусственного усиления плодоношения отдельных ветвей в кроне плодового дерева. Для этого вместо кольцевания накладывают так называемые плодовые пояса, т. е. полоски из тонкой жести,

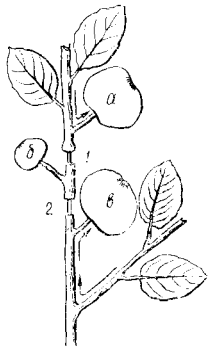


Рис. 70. Зависимость развития плодов от листьев. При двойном кольцевании (кольцо 2 и кольцо 1), ток сахаров по коре из листьев идет к плодам а и в по направлению стрелок. Плод б, изолированный от сообщения с листьями, не развивается (по Л. А. Иванову, 1936)

оборачивают вокруг ветки, а затем с помощью тонкой проволоки плотно прижимают к коре, сплющивая в ней проводящие элементы и препятствуя оттоку ассимилянтов, которые пойдут только на питание плодов именно на этой ветке. Через определенное время пояса снимают. При прерывании нисходящего тока кольцевой вырезкой коры корни, лишенные притока органических веществ, постепенно отмирают, и дерево в конце-концов гибнет.

Элементами, проводящими воду по древесине ствола, являются сосуды и трахеиды. Известно, однако, что восходящий и нисходящий токи веществ движутся не только по различным частям ствола, но и, по-видимому, по разным законам. Во всяком случае проводящими элементами для оттока пластических веществ из листа по лубу дерева являются не мертвые сосуды и трахеиды, а специальные клетки с живым содержимым — ситовидные трубки. Они представляют собой клетки-членики, соединенные друг с другом через ситовидные пластинки, откуда и пошло их название. Ситовидная трубка состоит из целлюлозной оболочки и цитоплазмы с митохондриями. Все остальное пространство занимает вакуоля с клеточным соком. Нет только ядра, но оно имеется в соседней клетке, всегда находящейся рядом с ситовидной трубкой и поэтому получившей название сопровождающей клетки или клетки-спутницы. Ситовидная пластинка имеет множество мельчайших сквозных отверстий (перфораций), через которые проходят тонкие нити (плазмодесмы), соединяющие цитоплазму в каждом двух сосед-

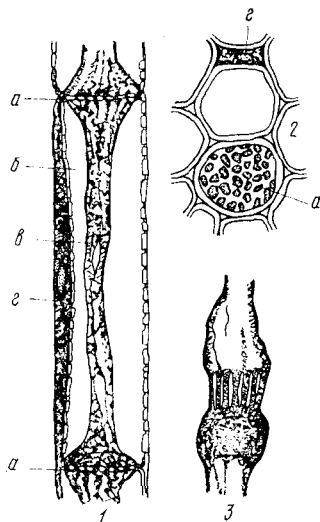


Рис. 71. Ситовидная трубка:

1 — продольный разрез; 2 — поперечный разрез через две трубки: верхняя разрезана по середине, над ней сопровождающая клетка, в нижней видна ситовидная пластинка в плане; 3 — соединение цитоплазмы через отверстия ситовидной пластинки, видимое после растворения пластинки серной кислотой; а — ситовидные пластинки; б — вакуоля; в — цитоплазма; г — сопровождающая клетка (по Л. П. Курсанову, 1966)

них члениках (рис. 71). Тяжи из многочисленных ситовидных трубок проходят по всему дереву. Начинаются они в листе, составляя часть каждой жилки, далее следуют по коре (лубу), ветвям, стволу и заканчиваются в корнях.

Весьма любопытен один из современных способов определения состава нисходящего тока в живом растении. Он основан на питании мелких насекомых-тлей. Наиболее удачной для опытов оказалась крупная тля, обитающая только на одревесневших ветвях ивы. Тли питаются исключительно соком ситовидных трубок. Для этого у них имеется очень тонкий хоботок (стилеть), представляющий собою сосательную трубку. Они погружают свои стилеты в ткань листа, точно попадая при этом в отдельный членик ситовидной трубки. После этого тлей подвергают действию наркоза, во время которого можно осторожно оторвать тельца их от стилета, так чтобы он оставался неповрежденным торчать в дереве. По стилету, как по микропипетке, сок из ситовидной трубки вытекает капельками в течение нескольких часов. Анализ сока показал, что это

сахароза. Этим было окончательно подтверждено, что именно ситовидные трубки служат проводниками нисходящего тока в растении.

Сахара, образуемые в листьях, используются самим деревом очень интенсивно. Во-первых, они потребляются растущими органами (конусами нарастания стеблей и корней) для построения тканей. Во-вторых, как уже говорилось, все живые клетки расходуют сахара при дыхании — процессе, за счет которого растения, как и животные, получают энергию. Наконец, в-третьих, углеводы и другие вещества откладываются в запас обычно в нерастворимой форме, до той поры, пока они не понадобятся. Это особенно характерно для древесных растений.

Вещества, участвующие в образовании органов и тканей дерева, используются не сразу после их возникновения. Так, углеводы, белковые вещества, жиры сначала накапливаются в дереве, что делает независимым расхождение этих веществ от случайностей ассимиляции. Во второй половине лета часть продуктов фотосинтеза начинает откладываться деревом в запас. Образовавшиеся в избытке органические вещества могут храниться только в живых клетках. Это связано с тем, что только живая цитоплазма способна осуществлять необходимые при этом превращения веществ.

Как уже указывалось, нисходящий ток содержит растворы сахаров, которые можно назвать транспортной, т. е. способной к передвижению, формой углеводов. Необходимое условие для транспортной формы веществ — растворимость в воде. Хранить в живой клетке вещества в транспортной форме растению невыгодно и неудобно. При этом повышается концентрация клеточного сока, а значит, и осмотическое давление. Обычно при отложении в запас вещество переходит из транспортной в запасную форму, главная особенность которой — нерастворимость в воде. Так сахар (транспортная форма) переходит в крахмал (запасная форма). В живых клетках этот процесс происходит быстро. Если, например, клубни картофеля, клетки которых в избытке содержат крахмал, некоторое время подержать при пониженной температуре, то под влиянием ее крахмал перейдет в сахар, картофель станет сладким на вкус. Стоит подержать такой картофель при комнатной температуре, как сладкий вкус исчезает и сахар вновь превращается в крахмал. Это еще раз подтверждает, насколько совершенна растительная клетка. Дело в том, что искусственным путем получить из крахмала сахар-глюкозу можно лишь нагреванием крахмала с кислотой. Задача превращения сахара в крахмал — еще сложнее. Слишком резко отличаются эти вещества по своему химическому строению. Эту трудную задачу решают ферменты (от латинского слова «ферментум» — бродило, закваска). Название это было предложено голландским ученым Ван-Гельмонтом в начале XVII века. Так он назвал вещество, принимающее активное участие в спиртовом брожении, при котором из сахара получались спирт и углекислый газ.

Ферменты — это особо активные белки, способные увеличивать скорость химических реакций в живом организме. Такие вещества

называют катализаторами. Особенность ферментов, как катализаторов, состоит в строгой специфичности их действия. Это значит, что каждый фермент действует только на строго определенное вещество, называемое субстратом. Образно говоря, фермент подходит к своему субстрату, как ключ к замку. Название фермента образуется от корня слова, обозначающего субстрат, с прибавлением к нему окончания «аза». Например, тростниковый сахар (сахароза) под влиянием фермента сахаразы расщепляется на 1 молекулу виноградного сахара (глюкозы) и 1 молекулу фруктового сахара (фруктозы). Как видим, субстрат существенно меняется в результате реакции, фермент же выходит из нее нетронутым и тут же может начать расщепление следующей молекулы сахара. Таким образом, ферменты, ускоряя ход реакций, не оказывают влияния на их конечные продукты.

Производительность ферментов огромна. Каждая молекула многих из них в течение 1 минуты способна разложить до 5 миллионов молекул субстрата даже при нуле градусов. Общее значение ферментов в жизни человека, животных и растений настолько велико, что жизнь на Земле возможна только благодаря их деятельности.

Посмотрим, как действует фермент, хотя бы на примере сахарозы, состоящей из глюкозы и фруктозы. Механизм действия фермента состоит прежде всего в соединении фермента с субстратом и образовании единого комплекса «фермент — субстрат». При этом происходит натяжение и в конце-концов разрыв связи (мостика) между глюкозой и фруктозой. По месту этой связи присоединяются молекулы воды, после чего образовавшиеся продукты реакции (в данном случае глюкоза и фруктоза) и фермент отталкиваются друг от друга.

Вернемся теперь снова к тому, как дерево откладывает в запас избыточные углеводы и другие органические питательные вещества. У деревьев почти все живые клетки могут хранить органические вещества, однако постоянными местами отложения питательных веществ на длительное время являются живые элементы ствола, ветвей и корней — древесная и лубяная паренхима и сердцевинные лучи, а иногда и сердцевина, также содержащая живые клетки. Правда, у большинства лиственных деревьев сердцевина лишена крахмала. У дуба же, бука, платана, березы, боярышника, частично у липы отдельные живые клетки сердцевины могут хранить крахмал, дубильные вещества и масла долго (у бука до 40 лет).

В стволе живые клетки содержат лишь наружные годичные слои древесины. Отмирание древесины у различных деревьев заканчивается в разные сроки, поэтому число слоев древесины, в которых сохраняются живые клетки, неодинаково. У сосны их бывает 30—40, у дуба 9—10, у ивы 8—10, а у акации белой — всего 5—6. Живые клетки у хвойных деревьев содержатся лишь в сердцевинных лучах и вокруг смоляных ходов: у лиственных имеются, кроме того, волокна живой древесной паренхимы (см. рис. 35). В общем

в стволе содержится в среднем около 10% живых клеток, в ветвях — больше, причем чем тоньше ветка, тем больше в ней живых элементов.

Корни так же активно участвуют в хранении запасных органических веществ, как и ствол с ветвями. У хвойных деревьев наибольшее количество углеводов откладывается в корнях и стволе, у лиственных (дуб, клен, платан, ясень, ильм) большая часть крахмала хранится в ветвях. Отложение запаса органических веществ начинается в разные сроки: у клена — в мае, у дуба — в июле, у сосны — только в сентябре. Сначала органические вещества откладываются в верхушках ветвей, затем — в самих ветвях, стволе и, наконец, в корнях. Эти запасы крахмала весной под влиянием фермента диастазы (амилазы) переходят в сахара, растворяются в воде древесины и с нею по сосудам и трахеидам передвигаются в распускающиеся почки, где служат материалом для построения (выгонки) молодого побега. Если в это время снять на стволе или ветви дерева кольцо коры, то зимние запасы органических веществ, отложенные в коре и древесине ниже кольца, все равно уходят, тогда как то же кольцо, сделанное летом, прекращает отложение этих запасов. Значит, создаваемые летом в листе органические вещества оттекают в места отложения по коре. Весной же транспортная форма этих запасов направляется к развивающимся почкам более быстрым путем — по древесине.

Растворение веществ начинается у клена в феврале, у дуба — в конце марта, у хвойных — в начале апреля. Сначала растворяются запасы, отложенные в тонких ветвях, затем этот процесс охватывает более толстые ветви и ствол, до корня он доходит в мае (у дуба и клена) или в июне (у хвойных). Обильный приток запасных веществ к почкам способствует быстрому зацветанию лиственного дерева весной и энергичному росту побега в длину. Однако на создание весеннего побега тратится не весь запас органических веществ, их хватает и для второго, хотя и более слабого облиствения побега, если первое будет неожиданно побито заморозками или объедено насекомыми. Если же и восстановленная листва снова будет уничтожена, то дерево, как правило, гибнет. Даже дуб, обычно легко переносящий потерю листьев, погибает, если восстановленная листва будет ослаблена грибным заболеванием — мучнистой росой, когда листья покрываются мучнистыми белыми пятнами. Если у лиственных деревьев молодые побеги создаются целиком за счет прошлогодних резервов, запас их у хвойных не так велик. Поэтому при внезапной потере хвои хвойные деревья страдают сильнее, чем лиственные. Потеря хвои елью от объедания гусеницами ведет к гибели дерева. Сосна еще может выжить, особенно если потеряет хвою во второй половине вегетационного периода. Если же хвоя теряется в июне, то дерево обычно погибает.

Запасные питательные вещества идут в последующем и для образования плодов и семян. В одном из опытов перед наступлением массового образования семян у бука (оно называется у всех

деревьев семенным годом) в 20 наружных годичных слоях все живые клятки были переполнены крахмалом. Анализ срубленных деревьев после семенного года показал, что крахмал почти полностью исчез, причем накопление его запасов шло в течение 8 лет. На этом основании считают, что повторение семенного года зависит от продолжительности периода, который необходим для восстановления запаса веществ, израсходованных на образование плодов и семян. У нльма и плодовых для этого необходим год, у других видов 3—5 и даже 10 лет, в зависимости от породы и климатических условий.

Зимой превращение веществ в дереве не прекращается. Так, поздней осенью крахмал в лубе переходит в сахар и передвигается в древесину. Чем ниже температура воздуха, тем больше накапливается сахара и соответственно меньше становится крахмала. В течение зимы эти превращения могут повторяться. Помимо крахмала, запасы органических веществ могут также храниться в дереве в виде масел. У одних пород (дуба, клена, граба, ореха и др.) преобладает крахмал, их называют крахмальными деревьями, другие (хвойные, иву, березу, липу, осину, тополь и др.) называют маслянистыми, так как в их живых клетках содержатся масла.

Минеральное питание

Помимо воздушного (углеродного) питания — фотосинтеза, дерево осуществляет минеральное питание, поглощая из почвы минеральные вещества. В состав их входят зольные элементы и азот. Для определения веществ, из которых построено тело дерева, его сжигают. Органическое вещество при этом сгорает, превращаясь в воду и углекислоту. Азот также улетучивается, переходя в газообразную форму, и не обнаруживается в золе, а поэтому и не относится к зольным элементам. Остальные минеральные элементы остаются после сжигания дерева в золе и называются зольными. В среднем органическое вещество составляет 95% сухого веса, на минеральные же элементы приходится всего 5%. Несмотря на такое соотношение, именно минеральному питанию пока уделяется значительно больше внимания, чем фотосинтезу. Объясняется это большей доступностью и простотой тех мер, с помощью которых можно регулировать минеральное питание, а через него влиять на рост и урожай (внесение удобрений, обработка почвы, улучшение водного режима и т. д.).

Количество и состав золы в растении, а также в отдельных его органах колеблются в довольно широких пределах в зависимости от вида растения, его возраста, климатических условий, почвы. Среднее содержание золы (в процентах к сухому весу) разных органов одно-двулетних травянистых растений следующее (процент): семена — 3, стебель — 4, корень — 5, листья — 10. У древес-

ных колебания эти еще больше (процент): семена — 3, древесина — 1, кора — 7, листья — 10. Как видим, наиболее богаты зольными веществами органы, состоящие из живых клеток, — листья и наиболее бедны те, в которых большинство клеток отмерло, — древесина.

Количество и состав золы у разных деревьев на различных почвах и даже в разных частях одного и того же органа (например, ствола) будут неодинаковыми. Так, сосна обыкновенная бедна зольными элементами, а сосна веймугова — самая бедная из всех исследованных пород. Акация белая, наоборот, содержит золы намного больше, чем другие породы. Состав золы у древесных растений очень сложен. В него входят главным образом калий, натрий, кальций, магний, железо, марганец, алюминий, кремний, фосфор, сера, хлор. По мере усовершенствования и повышения точности химических анализов в золе растений находят все новые и новые элементы, хотя и присутствующие в совершенно ничтожных количествах. К настоящему времени в растениях обнаружено 74 химических элемента периодической системы Д. И. Менделеева. Однако анализ золы еще не дает ответа на вопрос, какие минеральные элементы и в каком количестве необходимы для питания растений, какие являются неизбежной примесью просто в силу присутствия их в почве или же играют второстепенную роль.

Азот, например, не входит в состав золы и тем не менее он является необходимым для растения. Ответить на вопрос, что именно нужно растению и в каком количестве, может лишь само растение, а для этого его надо поместить в такие условия, в которых оно неизбежно выскажет свое мнение об этом. Такие условия можно создать опытным путем — методом «искусственных культур». Вместо почвы, точный состав которой определить весьма трудно, берут искусственную среду, лишенную каких-либо питательных элементов, например воду (метод водных культур) или хорошо промытый и прокаленный кварцевый песок (метод песчаных культур), на которых и выращивают растения.

Большая заслуга в установлении необходимых для растения минеральных питательных элементов принадлежит немецкому ученому Кнопу (Максимов, 1958). Он брал обыкновенную колодезную воду, определял ее химический состав, а затем поочередно менял относительное содержание того или другого элемента, прибавляя к колодезной воде соответствующие соли. Если растение отвечало на это улучшением роста, то данный элемент признавался необходимым для растения, и наоборот. При этом оказалось, что такие элементы, как кремний, натрий, хлор и др. (по крайней мере в тех количествах, в которых они находятся в почве), не нужны растениям и являются лишь пассивной примесью. Необходимыми для растений оказались такие питательные элементы, как калий, кальций, магний, железо, сера, фосфор, азот. Следующим этапом являлось определение соотношения этих элементов в представляемой растению искусственной смеси, а также формы соединений, в которой

должны быть введены каждый из этих элементов. Кнопом был предложен раствор, названный затем питательной смесью Кнопа, следующего состава: на 1 литр воды 1 грамм $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, по 0,25 грамма $\text{K}_2\text{H}_2\text{PO}_4$ и MgSO_4 , 0,125 грамма KCl , следы Fe_2Cl_6 . Этот рецепт выдержал испытание временем (в течение более 100 лет) и оказался очень удачным для самых различных растений, хотя есть рецепты и других питательных смесей (Прянишникова, Гельригеля и др.). На питательной смеси Кнопа растения росли и развивались настолько успешно, что некоторые из них давали такие урожаи, каких не удавалось получать в естественных условиях. Так, вес взрослого растения гречихи превышал сухой вес семени в 4786 раз, а овса — в 2359 раз. Исключение любого питательного элемента из смеси вызывает резкое подавление роста (рис. 72). Оказалось возможным в течение многих лет выращивать в водных культурах и древесные растения: дуб, каштан конский, ольху и др. При выращивании растений методом водных культур надо заботиться о снабжении корней кислородом, для чего время от времени продувать раствор с помощью опущенного в сосуд резинового шланга или стеклянной трубки с резиновой грушей на конце.



Рис. 72. Водная культура растений: 1 — на полной питательной смеси; 2 — на растворе без кальция; 3 — без фосфора; 4 — без калия (по Н. А. Максимову, 1966)

Физиологическая роль отдельных элементов минерального питания

Макроэлементы

Азот входит в состав белков, а белки в свою очередь являются важнейшей составной частью протоплазмы. Многие ферменты также содержат азот. При недостатке азота задерживается образование хлорофилла, о чем свидетельствует бледно-зеленая окраска листьев растений. У древесных растений недостаток азота задерживает наступление плодоношения. Ни один физиологический процесс не обходится без участия азота. Он необходим как важнейший элемент, из которого создается сама структура клетки.

Фосфор поступает в растение из почвы в виде солей фосфорной кислоты. Без фосфора, как и без азота, не могут быть построены жизненно важные структуры клетки, а именно ее мембраны, так как фосфолипид лецитин является важнейшей состав-

ной частью любой мембраны. Фосфор необходим для построения хромосом, так как входящие в их состав нуклеиновые кислоты содержат фосфорную кислоту. Как и азот, фосфор идет на построение окислительно-восстановительных ферментов. Без фосфора не образуется единая энергетическая «валюта» — аденозинтрифосфорная кислота (АТФ).

Сера потребляется растением в виде солей серной кислоты. В почве сера обычно находится в избытке и поэтому ее роль в питании растений менее изучена, чем других элементов. Однако установлено, что сера необходима для построения всех белков.

Калий содержится главным образом в молодых, интенсивно растущих частях растения, а также в запасующих органах (семенах, клубнях, луковицах). Вместе с кальцием калий составляет главную часть золы (20—40%), коры и древесины. Калий почти полностью содержится в растении в виде свободных ионов и поэтому вымывается водой из листьев даже во время длительных дождей, а из древесины — во время ее сплава. Калий играет важную роль при превращении углеводов и отложении их в запас, а также влияет на состояние цитоплазмы, снижая ее вязкость и повышая водоудерживающую способность.

Кальций в отличие от калия содержится преимущественно в стареющих, отживающих органах (старых листьях, коре и др.). Одни растения предпочитают известковые почвы — это кальцефилы, другие избегают их — кальцефобы. Большинство растений в той или иной мере являются кальцефилами. К кальцефобам относятся сфагновые мхи, люпин, каштан настоящий, сосна приморская. От недостатка кальция страдают прежде всего корни, отмирают корневые волоски, так как кальций входит в состав пектиновых веществ, образующих оболочку корневых волосков. В противоположность калию кальций повышает вязкость цитоплазмы и обезвоживает ее, он необходим при образовании мембран клетки.

Магний входит в состав ядра молекулы хлорофила. Кроме того, он участвует во многих процессах, регулирует деятельность ферментов.

Микроэлементы

Из всех обнаруженных к настоящему времени элементов 11 составляют вместе 99,95 процентов от веса живого вещества растительных клеток и лишь 0,05 процента приходится на долю остальных 63 элементов. Можно себе представить, в каких ничтожных количествах находится каждый из них в растении. Поэтому они и получили название микроэлементов в отличие от макроэлементов, потребляемых растением в значительных количествах. В среднем можно считать, что если потребность растений в макроэлементах измеряется граммами, то в микроэлементах — миллиграммами.

Вначале все микроэлементы считали лишь неизбежной примесью в силу содержания их в почве и поглощения растениями. Однако в дальнейшем оказалось, что без многих из этих элементов растение совершенно неспособно нормально расти и развиваться. Уже в опытах Кнопа обнаружилась необходимость для растений железа. При отсутствии железа в почве получают лишенные зеленой окраски хлоротические растения. Железо само не входит в состав хлорофилла, но участвует в его образовании как катализатор. Кроме того, железо — составная часть окислительных ферментов, участвующих в процессе фотосинтеза и дыхания.

При недостатке бора у растений отмирают точки роста стебля и корня, нарушается деятельность камбия. Цинк играет важную роль в цветении и плодоношении. При его недостатке растения образуют только вегетативную массу, но не дают семян. У некоторых деревьев недостаток цинка вызывает образование бесформенных листьев, как при вирусных заболеваниях.

Кроме перечисленных элементов, растению также необходимы микроэлементы молибден, ванадий, кобальт и др. Роль каждого из них в жизни растения еще недостаточно выяснена.

Поступление минеральных веществ в растение

Если любое вещество может попасть в растительную клетку лишь в растворенном виде, то можно предположить, что корень, всасывая воду из почвы, поглощает при этом вместе с водой и растворенные в ней минеральные соли. Именно так и представляли вначале поступление веществ в растение. Однако в дальнейшем оказалось, что количество поглощенных корнем солей вовсе не соответствует количеству прошедшей через растение воды. Против представления о пассивном поглощении солей вместе с водой говорят также высокая избирательная способность и возможность накопления минеральных веществ в клетках растения. Весьма убедительными в этом отношении являются опыты Хогленда (Сабинин, 1955), определявшего содержание главнейших ионов в клеточном соке водоросли нителла и в прудовой воде, где она жила. Оказалось, что концентрация ионов в клеточном соке была выше, чем в прудовой воде: натрия — в 66 раз, хлора — в 100, калия — в 1160 раз. Как именно удается растению связывать и накапливать в клетках столь высокую концентрацию различных элементов? К. А. Тимирязев предложил для объяснения этого явления использовать мешочек из затвердевшего коллодия, представляющего собой грубую модель протоплазмы. Такой мешочек легко пропускает внутрь себя воду, но слабее — соли. Если в такой мешочек налить воды и опустить его в раствор какой-либо соли, например хлорного железа, то соль будет проникать внутрь мешочка, пока концентрации внутри и снаружи не сравняются. Внутри мешочка соль

не будет накапливаться. Если же вместо воды в мешочек налить дубильного вещества танина (дающего с железом темноокрашенные соединения — чернила), для которого стенки коллодия непроницаемы, то танин и сам будет оставаться внутри мешочка и прочно связывать входящие ионы железа. Поэтому концентрация ионов железа внутри мешочка будет всегда намного ниже, чем снаружи, а поэтому мешочек высосет из наружного раствора все железо, скопив его внутри себя в виде чернил (рис. 73).

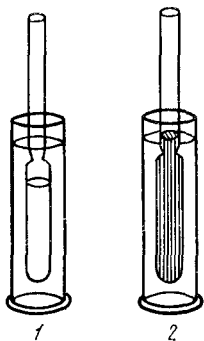


Рис. 73. Коллодиевый мешочек:

1 — с водой; 2 — с танином в растворе железной соли (по П. А. Макенмову, 1958)

мер, из азотнокислого натрия NaNO_3 анион NO_3^- поглощается быстрее, чем катион натрия Na^+ , который при этом накапливается в почве и подщелачивает ее. Из соли сернокислого аммония $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ быстрее поглощается катион аммония NH_4^+ , а остающийся анион серной кислоты SO_4^- подкисляет почву. Таким образом, процесс поглощения и накопления минеральных веществ в клетках растения является очень сложным процессом, требующим затраты энергии. Эта энергия освобождается в процессе непрерывно идущего в растении дыхания. Поэтому существует прямая связь между поглощением веществ клеткой и дыханием. Эту связь можно проследить в опытах с водными культурами. Оказалось, что при постоянном продувании раствора, т. е. при хорошем доступе кисло-

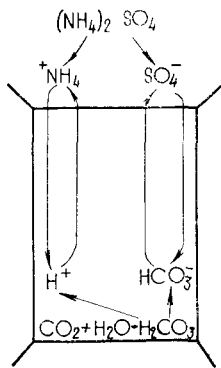


Рис. 74. Схема поступления минеральных солей в клетку корня (по Д. А. Сабинину, 1955)

рода воздуха, поглощение минеральных веществ корнями идет в 15—20 раз быстрее, чем при очень слабом доступе кислорода. При его полном отсутствии поглощение солей останавливается совсем.

Сам механизм поступления солей в клетку также связан с дыханием и имеет обменный характер. Образующаяся в процессе дыхания протоплазмы углекислота CO_2 , соединяясь с водой, дает угольную кислоту H_2CO_3 , которая, распадаясь на ионы, образует катион водорода H^+ и анион HCO_3^- . С другой стороны, любая соль перед поступлением в клетку также распадается (диссоциирует) на ионы. Например, сернокислый аммоний $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ распадается на

катион аммония NH_4^+ и анион серной кислоты SO_4^- . Поступление этих ионов в клетку носит обменный характер: они обмениваются на соответствующие катионы и анионы угольной кислоты (рис. 74).

Азотистое питание

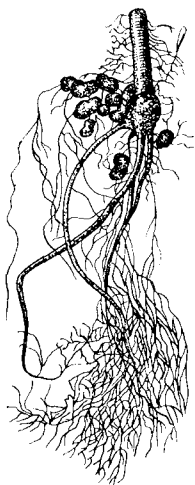
Азот в жизни дерева играет очень важную роль. Являясь необходимой составной частью белков, он так же необходим для всего живого, как и углерод, водород, кислород, хотя и составляет всего 1—3 процента сухого веса растения. Животные усваивают только азот органический, созданный растениями. Каковы же источники азота для растений?

Газообразный азот, составляющий 80 процентов общего объема воздуха, для большинства растений недоступен. Поэтому практически весь азот растение получает только из почвы, где он находится в форме органических и минеральных соединений. Органические соединения представлены в виде гумуса (перегноя) — сложной смеси органических веществ, получаемой в процессе разложения в почве растительных и животных остатков. Многолетний опыт земледелия показал большую эффективность внесения в почву органических удобрений: навоза, торфа, различных компостов. Однако оказалось, что азот органических соединений недоступен для растений. Эти соединения предварительно разлагаются (минерализуются) многочисленными бактериями, содержащимися в почве, и уже в виде минеральных веществ усваиваются растением. Поэтому можно считать, что основными источниками азота для растения служат его минеральные соединения: соли азотной кислоты — селитра KNO_3 , NaNO_3 , $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, а также аммонийные — сернокислый аммоний $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, азотнокислый аммоний NH_4NO_3 .

Следует отметить, что содержание соединений азота в почве обычно невелико. Даже самые плодородные почвы редко содержат азота более 1 процента, среднее же содержание его в почве не превышает 0,5 процента, а на бедных почвах падает даже до 0,05 процента. В то же время ежегодно с урожаем растений из почвы уносится большое количество азота, превосходящее то, что вносится с удобрениями. И если до сих пор почва еще содержит азот, то, очевидно, есть какие-то источники его пополнения. Такими источниками являются бактерии-азотсобиратели, живущие в почве и способные усваивать азот из воздуха, где, как известно, его содержится до 80 процентов от общего состава. Одну такую бактерию выделал из почвы и изучил ее жизнедеятельность русский ученый С. Н. Виноградский (Максимов, 1958). Это оказалась спороносная палочка, вызывающая в сахаристых жидкостях маслянокислое брожение и за счет выделяющейся при этом энергии, связывающая атмосферный азот. С. Н. Виноградский назвал ее клостридиум пастерианум. Она может жить только в анаэробных

условиях (при отсутствии кислорода) и в почве существует лишь в сообществе с другими бактериями, жадно поглощающими кислород и создающими вокруг кластридиума бескислородные микророзоны.

Есть в почве еще и другой микроб-азотсобираатель, названный азотобактером. Это бактерия округлой формы, нуждающаяся в кислороде и связывающая атмосферный азот гораздо интенсивнее, чем кластридиум. Бактерии-азотсобираатели связывают свободный азот N_2 , поступающий из воздуха. В самой почве постоянно идет процесс гниения растительных и животных остатков с выделением при этом азота в газообразном состоянии, но в виде аммиака (NH_3). Но потери азота в виде аммиака не происходит, так как аммиак окисляется до солей азотной кислоты



(селитры) находящимися в почве нитрифицирующими бактериями. Этот процесс совершается всюду, и большая часть селитры в почве образуется именно за счет деятельности нитрифицирующих бактерий. Поскольку при этом идет окисление аммиака до солей азотной кислоты за счет кислорода воздуха, то хороший воздухообмен почвы (аэрация) путем ее обработки (вспашкой и рыхлением) во много раз усиливает процесс нитрификации и способствует накоплению азота в почве. Связывают азот и сине-зеленые водоросли, находящиеся в почве.

Рис. 75. Клубеньки на корнях бобового растения (по П. А. Генкелю, 1962)

Особенности азотистого питания бобовых растений связаны с образованием у них особых корневых клубеньков (рис. 75). В 1888 году Бейеринк (Рубин, 1971) выделил из клубеньков бобовых растений чистую культуру бактерий. Оказалось, что они способны усваивать азот из воздуха и снабжать им растение-хозяина.

Клубеньковые бактерии попадают в растение из почвы. Вначале бактерии являются по существу паразитами, питаются исключительно за счет приютившего их растения-хозяина. Поэтому зараженные растения некоторое время бывают ослабленными и даже отстают в росте. Однако с увеличением ткани клубенька усиливается поступление в него углеводов из листьев. Бактерии начинают при этом настолько интенсивно усваивать азот из атмосферы, что не только покрывают собственные потребности, но и обильно снабжают им растение-хозяина. Зараженные растения быстро оправляются и перегоняют в росте контрольные. В конце вегетационного периода количество бактерий в клубеньках сильно уменьшается. Предполагают, что большая часть их отмирает и переваривается растением. Остающиеся в живых вместе с отгнивающим клубень-

ком возвращаются в почву. Новый посев вновь заражается клубеньковыми бактериями из почвы.

Из древесных к бобовым относятся акации желтая, белая, серебристая, гледичия, кустарник дрок. Все они вступают в сожительство (симбиоз) с клубеньковыми бактериями и таким образом получают азот из воздуха. Можно применять посев бобовых трав для снабжения азотом небобовых растений. Так, профессор Б. Д. Жилкин (1967) установил, что посев люпина между рядами сосны намного улучшает ее рост. В симбиоз с бактериями, усваивающими азот из воздуха, вступают не только бобовые, но и некоторые другие древесные растения: ольха, лох, облепиха. У этих видов на корнях образуются не однолетние, как у бобовых, а многолетние клубеньки, в присутствии которых рост идет намного лучше, чем без них (рис. 76).

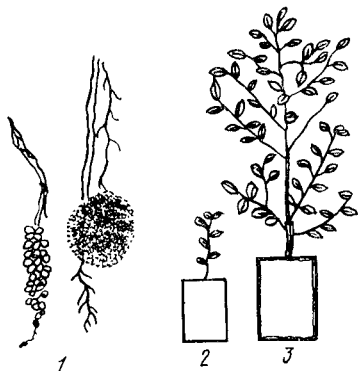


Рис. 76. Образование клубеньков на корнях ольхи.

1 — многолетние клубеньки; 2 — водная культура, у которой образуются клубеньки; 3 — то же с клубеньками на корнях (по Л. А. Иванову, 1936)

Микориза

Общеизвестно, что грибы, за исключением шампиньонов и опять, не растут вне леса, к тому же отдают предпочтение определенной древесной породе, что давно было замечено и отражено народной мудростью в названиях самих грибов: подберезовик, подосиновик. То, что мы срезаем и берем себе в корзинку, есть лишь плодовое тело гриба, от которого в глубь почвы уходят многочисленные тончайшие грибные нити-гифы, поселяющиеся на корнях дерева. Такое сожительство гриба с деревом было названо «микоризой», что в переводе на русский язык означает «грибокорень».

По анатомическому строению различают наружную (эктотрофную) и внутреннюю (эндотрофную) микоризу. При наружной микоризе гифы гриба только частично внедряются в корень растения, стремясь прежде всего распространиться между клетками корня. Большой частью они оплетают корень снаружи, образуя вокруг него как бы своеобразный грибной чехол (рис. 77). Обычно корень реагирует на это отмиранием корневых волосков, роль которых в поглощении воды и минеральных солей выполняют теперь гифы гриба. Для внутренней микоризы характерно, что грибные нити распространяются не только между клетками корня, но, как правило, внедряются внутрь клеток. Гифы гриба не образуют в данном случае грибного чехла вокруг корня и поэтому корневые

волоски сохраняются. Типичная внутренняя микориза обычно встречается у травянистых растений.

Большинство древесных пород имеют наружную микоризу. Образуют ее широко известные съедобные грибы: белый, маслянок, подосиновик, подберезовик и др. Но не все древесные породы в одинаковой степени способны образовывать микоризу. По этому признаку все деревья Н. В. Лобанов (1971) делит на сильномикотрофные, у которых микориза встречается всюду, в любых условиях местопроизрастания, и отсутствие ее явно угнетает их рост. К ним относятся дуб, бук, сосна, ель, лиственница и др. У другой группы (слабомикотрофных) микориза может быть развита слабо или даже отсутствовать, так что они способны расти и без нее. К этой группе принадлежат липа, вяз, береза, клен, осина, тополь, ольха, груша, яблоня. Какова же физиологическая сущность взаимоотношений в этом симбиозе между его партнерами: грибом и деревом?

Гриб, как бесхлорофилловый организм, не способный к самостоятельному углеродному питанию, получает от дерева необходимые ему



Рис. 77. Микориза на корнях дуба: сверху общий вид корешков, слева без микоризы, справа с микоризой; внизу корневые окончания под микроскопом. Расположение то же, что и сверху:

1 — корневые волоски; 2 — гифы гриба (по А. А. Власову, 1952)

углеводы. Неспособность гриба жить самостоятельно, без связи с деревом, доказывается уже тем, что абсолютное большинство грибов не растет вне леса. Что же касается вопроса, насколько необходим такой симбиоз для дерева и что именно оно от него имеет, то на него дать ответ трудно. До сих пор не доказана невозможность длительного существования дерева без микоризы хотя бы для сильномикотрофных пород. Такое доказательство связано с большими методическими трудностями. В естественных условиях вырастить дерево без микоризы на корнях не удастся, так как происходит самопроизвольное (спонтанное) заражение корней спорами микоризных грибов из почвы подобно тому, как бобовые заражаются из почвы клубеньковыми бактериями. Поэтому приходится ставить опыты методом стерильных или полустерильных культур, т. е. выращивать дерево из простерилизованного семени на прокаленном песке. Часть сосудов при этом зара-

жают, внося небольшое количество микоризной земли, и в них вырастают растения с микоризой на корнях. В незараженных сосудах сеянцы остаются без микоризы и являются контрольными. В наших опытах микоризные и безмикоризные дубки, выращенные в сосудах, поливали раствором радиоактивного фосфора, а затем определяли радиоактивность их листьев непосредственно на живом растении специальным прибором. Оказалось, что радиоактивность листьев у микоризных дубков была намного выше (и со временем возрастала), чем у безмикоризных. На этом основании был сделан вывод, что микоризный гриб активно поглощает фосфор и передает его растению-хозяину, в данном случае дубу.

В опытах других авторов с меченым азотом оказалось, что микоризные сеянцы сосны способны усваивать азот из таких сложных органических соединений, как нуклеиновые кислоты. Для безмикоризных сеянцев эти соединения оказались недоступными. Это показывает, что роль микоризы заключается также и в том, чтобы использовать в качестве источника азота сложные органические соединения, недоступные для корней, лишенных микоризы.

В заключение следует сказать, что окончательному разрешению вопроса о роли микоризы для дерева мешает своеобразный «заколдованный круг», в который мы невольно попадаем. С одной стороны, можно вырастить контрольные растения без микоризы в сосудах с прокаленным песком, но нельзя создать в том же песке естественные условия, аналогичные тем, которые они имеют в лесной почве — для опытных растений с микоризой на корнях. Нельзя также в этих условиях довести растения до взрослого состояния. С другой стороны, в лесной почве, где имеются все условия для нормального образования и развития микоризы, нельзя вырастить контрольные безмикоризные экземпляры растений, чтобы увидеть, как они будут расти и развиваться в этих условиях.

Минеральное питание дерева в лесу и растений в поле или на огороде существенно отличаются. Ежегодный сбор урожая в поле уносит все питательные вещества, поглощенные растением. В лесу же полный сбор урожая (рубка леса) происходит 1 раз в 50, а то и в 100 лет. В то же время с деревьев ежегодно опадают листья, хвоя, ветви, остатки почек, цветков, плоды и др.

Все это создает особый верхний слой почвы — лесную подстилку. Она содержит в себе около 75% всех питательных веществ, взятых из почвы.

Таким образом, в смысле минерального питания лесное дерево само себя кормит, возвращая в виде опада большую часть того, что оно берет из почвы. Именно поэтому леса могут расти без внесения удобрений. Конечно, лесная подстилка должна перепреть, перегнить, прежде чем содержащиеся в ней питательные вещества окажутся вновь доступными для корней деревьев. Главную роль в разложении лесной подстилки играют грибы, тонкие белые гифы которых обычно всегда густо пронизывают лесную подстилку. Лес

любит именно такую почву, и лесная подстилка часто является одним из решающих условий для нормального роста деревьев. Из того, что лес издавна растет без удобрений, вовсе не следует, что их никогда и нигде не надо вносить. Большая прибавка урожая при удобрении плодовых деревьев общеизвестна, и пловооды постоянно пользуются этим приемом. К сожалению, удобрение лесных деревьев, особенно на больших территориях,— дело очень сложное и пока еще недостаточно изученное. Кроме главных, наиболее ценных для нас деревьев, в лесу всегда растут и второстепенные, а также травы и кустарники. В этих условиях очень трудно добиться, чтобы внесенное удобрение было поглощено именно главной породой. В лесу крайне затруднительна и сама техника внесения удобрений. Гораздо проще и эффективнее применять удобрения в питомниках при выращивании семян и саженцев древесных пород. Несмотря на трудности применения удобрений в лесу, этому вопросу в настоящее время уделяется большое внимание в нашей стране и за рубежом. Во Франции, ФРГ и Австрии удобряют 70—80% площади, покрытой лесом. Голландия удобряет все государственные леса страны. Широко применяют удобрение лесов в США, Канаде, Швеции, Норвегии и др.

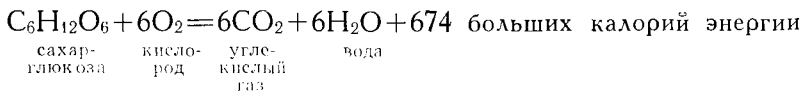
Дыхание дерева

Поддержание структуры каждой живой клетки требует непрерывного расхода энергии. Она необходима для многих физиологических процессов: поглощения корнями воды и минеральных солей, роста корней, ствола и ветвей, превращения и передвижения органических веществ в органах дерева и т. д. Единственно приемлемой для них является химическая энергия, главным образом в форме макроэргических фосфатных связей ($\sim P$). Эта энергия образуется главным образом за счет ферментных реакций, в ходе которых электроны переходят с одного энергетического уровня на другой.

В системе транспорта электронов должно быть вещество, от которого отнимается электрон (донатор электронов), и вещество, принимающее электрон (акцептор электронов). Акцептором электронов служит для большинства организмов кислород, который, реагируя с ионами водорода, образует молекулу воды. Под действием специфических ферментов электроны отнимаются от какого-либо пищевого вещества (донатора) и переносятся на какой-нибудь первичный акцептор. Другие ферменты отнимают электрон от первого акцептора, последовательно передают их различным компонентам системы переноса электронов и в конце-концов присоединяют к кислороду. Этот поток электронов можно образно представить как каскад водопадов. Каждый такой водопад возвращает «турбину» ферментной реакции, в ходе которой энергия электронов связывается в биологически полезную форму в виде макроэргических со-

единений, таких, как аденозинтрифосфат (АТФ). Она же является единой энергетической «валютой» клетки и используется во всех реакциях обмена, требующих затраты энергии, причем богатые энергией молекулы не перемещаются свободно из одной клетки в другую, а образуются по мере надобности там, где они должны быть использованы.

Что такое дыхание? В основе своей это процесс, противоположный фотосинтезу, заключающийся в окислении органических веществ до углекислоты и воды с выделением энергии:



О методике определения дыхания уже говорилось в разделе «Фотосинтез». Напомним лишь, что если речь идет об определении дыхания зеленых частей растения, то приемник или камеру, где они находятся, надо затемнить, чтобы остановить протекающий одновременно процесс фотосинтеза, который «мешает» определять дыхание. Так мы делали с половинкой листа, оставшейся несколько часов на дереве, и установили, что она стала легче за счет потери углеводов на дыхание. Стеклянную колбу Л. А. Иванова и Н. Л. Коссович можно применять для определения дыхания, если одеть на нее чехол из двухслойной материи: внутри — черной, снаружи — белой. Методика определения остается та же, с той только разницей, что в колбе будет обнаружена не убыль CO_2 , как при фотосинтезе, а прибыль. Нужно также помнить, что дыхание в большой степени зависит от температуры воздуха, поэтому необходимо строго следить за температурой внутри колбы и не допускать перегрева растения. Интенсивность дыхания измеряется количеством миллиграммов CO_2 , выделенным 1 граммом сухого (или сырого) вещества в 1 час ($mg \cdot CO_2/g$ в час).

Если интенсивность фотосинтеза у разных растений отличается незначительно, то интенсивность дыхания колеблется очень сильно. Об этом свидетельствуют данные, которые приводит Б. А. Рубин (1971). Интенсивность дыхания тканей некоторых растений при температуре 15—20 градусов в миллиграммах CO_2 на 1 грамм сухого веса за 24 часа следующая:

Мицелий (совокупность грибных нитей — ги- фов) гриба аспергил- люс (двухдневная культура)	343,2	Молодые корешки: пшеницы	53,4
Листья:		овса	32,0
пшеницы	138,7	Почки (в покое):	
липы	92,4	сирени	11,6
		липы	7,3

Так, почки липы дышат почти в 500 раз слабее, чем мицелий гриба аспергиллюс.

Интересно определить интенсивность дыхания различных частей дерева и прежде всего основной его части — ствола. Одна из

таких попыток была сделана Бойсен-Иенсеном (Иванов, 1936). Он определял дыхание целых деревьев ясеня в возрасте 18 лет, для чего помещал части ствола длиной 1—1,3 метра и ветвей без листьев в специальные большие приемники. Опыты проводились в течение 8 месяцев (с марта по октябрь). Одновременно определялся и прирост органической массы насаждения. Трата на дыхание по сравнению с приростом воздушносухой древесины в 18-летнем насаждении ясеня в тоннах на гектар оказалась следующей: дыхание 3,7; прирост 4. Как видим, трата на дыхание у молодых деревьев ясеня была столь значительна, что почти равнялась их приросту. Судя по этим данным, подтверждается мнение о том, что производительность леса легче увеличить путем применения мер, ограничивающих дыхание, чем мер, стимулирующих фотосинтез.

Из всех частей дерева наиболее интенсивно дышат листья (хвоя), причем интенсивность дыхания разных пород различна, в чем можно убедиться по данным Польстера (Polster, 1967).

Интенсивность дыхания листьев (хвои) разных пород в миллиграммах CO_2 на 1 грамм вещества в 1 час:

Береза	2,01	Лиственница	0,73
Дуб	1,64	Дугласия	0,64
Бук	1,00	Ель	0,46
Сосна	0,78		

Так, хвойные породы дышат слабее, чем лиственные. Эта закономерность, как мы видели, проявляется и при других физиологических процессах — фотосинтезе и транспирации.

Вместе с листьями энергичное расходование органического вещества за счет дыхания осуществляют и другие части дерева: корни, ветви, ствол. Интенсивность дыхания корней значительно ниже, чем листьев, но все же достаточно велика. Интенсивность дыхания корней различных деревьев в миллиграммах CO_2 на 1 грамм вещества в 1 час:

Тополь	1,59	Лиственница	0,26
Береза	0,46	Сосна	0,26
Осина	0,35	Дугласия	0,17
Ольха	0,31	Ель	0,12
Липа	0,22	Пихта	0,08
Дуб	0,09		

Отмечено максимальное дыхание у корней при температуре почвы 17—22 градуса, затем оно снижается. Несколько слабее, чем корни, дышат надземные осевые части — ствол и ветви. Интенсивность дыхания ветвей сильно уменьшается с увеличением их толщины. Очевидно, это объясняется меньшим количеством живых (дышащих) клеток в более толстых ветвях по сравнению с тонкими. А. М. Якшина (1970) приводит средние данные по интенсивности дыхания различных частей молодых дубков в миллиграммах CO_2 на 1 грамм сырого веса в 1 час: ствол — 0,02; корень — 0,10; листья — 0,34. Как видим, наименьшую интенсивность дыхания имеет ствол. Однако, поскольку ствол, ветви и корни со-

ставляют преобладающую часть дерева, расходы на дыхание, несмотря на малую интенсивность, весьма значительны. Как было отмечено выше, у ясеня потеря на дыхание ствола и ветвей была почти равна приросту древесины.

Из внешних факторов, влияющих на интенсивность дыхания, следует прежде всего отметить температуру воздуха, от которой оно зависит в значительно большей степени, чем фотосинтез. Так, в опытах А. М. Яксиной при повышении температуры с 4 до 20 градусов интенсивность дыхания листьев и корней дуба возрастала в 3—4 раза. В общем при росте температуры от нуля до 40 градусов дыхание растений увеличивается в 20—40 раз. Подобные условия наступают, например, во время засухи. При этом фотосинтез снижается из-за нехватки влаги, дыхание же резко усиливается от высокой температуры, растение перестает накапливать и даже теряет органическое вещество.

Рост и развитие дерева

Все живые организмы, в том числе и древесные растения, обладают рядом свойств, отличающих их от неживых тел: обмен веществ, раздражимость, движение, рост и развитие. Таким образом, рост — это одно из свойств живого организма. Однако дать определенное понятие о том, что же такое рост растения, совсем не просто. Сразу же оговоримся, что речь идет о таком определении, которое одинаково подходило бы и для микроскопической бактерии или водоросли и для дерева.

В обычном понимании под ростом подразумевается увеличение размеров организма. Но набухание семян при прорастании от всасывания воды еще нельзя назвать их ростом, так как при подсушивании они вновь уменьшаются.

Д. А. Сабинин (1963) обратил внимание на то, что при росте растения в любом случае происходит образование новых структур — новообразований: корешков и зачаточных листочков при прорастании семян, органелл при росте протопласта клеточки, клетчатки при росте оболочки клетки и т. д. Исходя из этого явления, М. Х. Чайлахян (1963) предложил следующее определение роста: рост — это необратимое увеличение размеров и массы тела, связанное с новообразованием элементов структуры организма.

Для изучения и учета роста растения, особенно дерева, требуется масса измерений. Когда растение еще небольшое, его рост в высоту можно измерить просто линейкой, рост в толщину — штангенциркулем. Недостаток этого метода состоит в том, что измерения можно производить лишь через большие промежутки времени, декады, а то и месяцы. Измеряя рост с помощью горизонтального микроскопа с вставленной в его окуляр специальной линейкой, можно вести отсчеты через 5 минут. Этот микроскоп

отличается от обычного лишь горизонтально расположенной зрительной трубой (тубусом), через которую наблюдают за перемещением горизонтальных черточек, нанесенных тушью на верхушку стебля (рис. 78).

Существует целая система ростометров (ауксанометров). К верхушке растения привязывают нитку, которая через систему блоков связана со стрелкой прибора. Рост стебля меняет натяжение нити, которое фиксируется отклонением стрелки прибора — ауксанометра. Можно конец нити соединить с пером самописца, которое будет записывать изменения в росте на вращающийся барабан. Этот прибор называется ауксанографом (рис. 79). Один из видов ауксанографов — дендрограф применяется для записи роста дерева в толщину. Главная часть его — металлическая лента, имеющая небольшой температурный коэффициент расширения. Она опоясывает ствол дерева кругом, причем один конец ее закреплен неподвижно, а другой через рычаг соединен с пером самописца, подобного тому, какие употребляются для автоматической записи температуры воздуха (рис. 80).

Рост идет и тогда, когда внешних (видимых) проявлений его нет. Мало того, при росте возможно и отми-

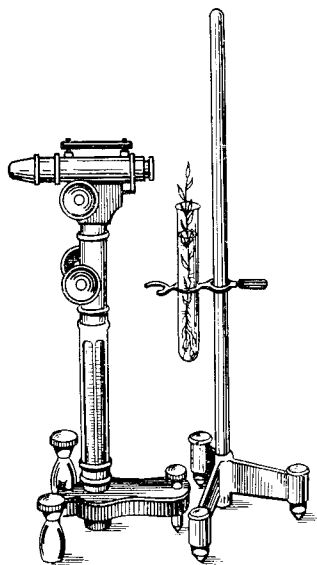


Рис. 78. Горизонтальный микроскоп для измерения прироста через короткие промежутки времени (по П. А. Генкелю, 1962)

рание структур. В музее Ленинградской лесотехнической академии есть интересный экспонат — ствол березы, распиленный вдоль от вершины до основания. На гладкой отполированной поверхности распила можно хорошо проследить за процессом отмирания сучьев дерева. Оказывается, что сучья отмирают не только в нижней части ствола, но и на самой его верхушке. В самом начале роста некоторые боковые ветви, едва заложившись, уже отмирают, т. е. вместе с новообразованием в дереве действительно идет отмирание структур. Совокупность же этих двух противоположных процессов (новообразования и отмирания) дает нам видимый рост, который и воспринимается как увеличение дерева в высоту и толщину. Именно это увеличение и называют ростом.

Обычно нас больше интересует прибавка в росте дерева за год, месяц и т. д. по сравнению с первоначальной высотой и диаметром. Эту прибавку называют приростом дерева. Прирост дерева может быть по высоте, диаметру, объему ствола, массе ор-

ганического вещества (сырой или сухой). Прирост в единицу времени называют скоростью роста дерева.

О росте дерева в толщину (работе камбия) уже было сказано при описании образования и строения ствола дерева. Теперь рас-

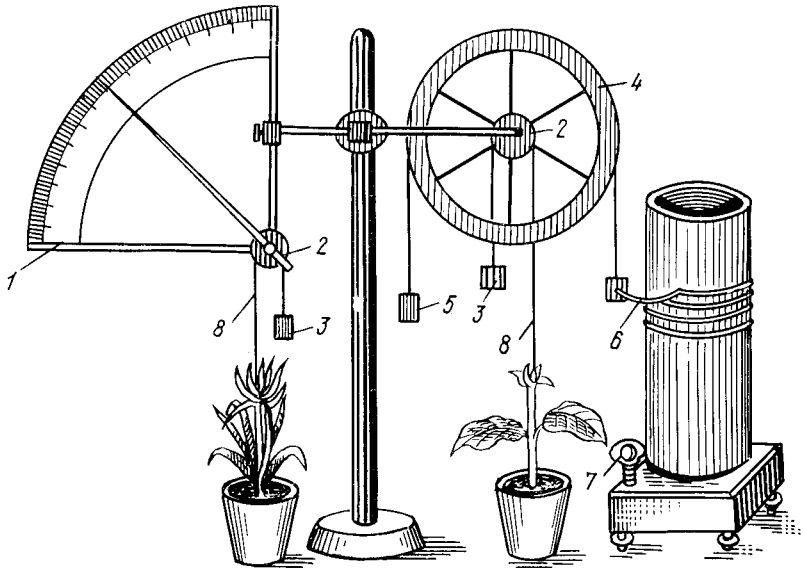


Рис. 79. Приборы для измерения растений (слева ауксанометр, справа — ауксанограф):

1 — шкала со стрелкой; 2 — малые блоки; 3 — грузы малых блоков; 4 — большой блок; 5 — груз большого блока; 6 — перо, записывающее кривые прироста на барабан; 7 — ключ часового механизма для вращения барабана; 8 — нить, привязанная к верхушке растения (по Г. В. Матвеевой, 1968)

смотрим рост дерева в высоту. Уже отмечалось, что он осуществляется за счет деятельности конуса нарастания стебля (см. рис. 4). Такие конусы нарастания имеются также и на вершине каждого растущего корня, только прикрыты они сверху не почечными чешуйками, а корневым чехликом, состоящим из живых клеток и предохраняющим нежную ткань конуса нарастания от повреждения при продвижении в почве (см. рис. 54).

В процессе своего онтогенеза (индивидуального развития) каждая живая клетка проходит три фазы. Эти фазы хорошо можно рассмотреть на молодом растущем корешке. Первая фаза — это деление (эмбриональная), когда сильно

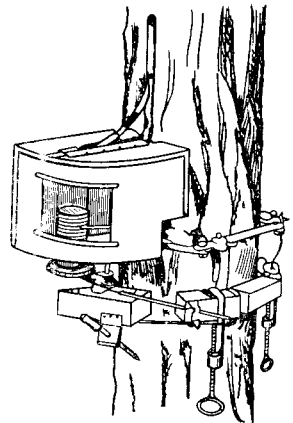


Рис. 80. Дендрограф (по Л. А. Иванову, 1936)

увеличиваются общее число клеток за счет их деления. В этой фазе находятся клетки конуса нарастания (под корневым чехликом). Вторая фаза — растяжение, когда каждая клетка сильно вытягивается. Эту фазу проходят клетки, лежащие за конусом нарастания, т. е. в зоне роста, так как вытягивание клеток и есть собственно рост в обычном его понимании. Наконец, третья фаза — это внутренняя дифференциация (окончательная специализация) клетки. У растущего корня клетки в этой фазе находятся за зоной роста там, где поверхностные клетки корня образуют корневые волоски (см. рис. 54).

Скорость роста зависит от внешних условий. Однако даже если они остаются неизменными, то и тогда скорость роста не будет постоянной. Это было замечено на росте корешка конских бобов. Участок корня вблизи верхушки длиной всего 1 мм, приходящийся как раз на зону роста, отмечали двумя параллельными полосками, нанесенными тушью. По изменению расстояния между этими двумя метками судили о скорости роста:

Дни измерений	0	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й
Общая длина корня в миллиметрах	1	2,8	6,5	24,0	40,5	57,5	72,0	80	80,0
Прирост корня в мил- лиметрах	0	1,8	3,7	17,5	16,5	16,0	14,5	7,0	0,0

Как видим, наибольший прирост корня (17,5 мм) приходится на 3-й день. До этого срока и после него рост шел медленнее, а на 8-й остановился совсем. Эти данные можно изобразить графически, отложив по горизонтальной оси дни измерений, а по вертикальной — скорость роста в миллиметрах (рис. 81). Сплошная кривая представляет собой изменение размеров всего корня, пунктирная — изменение приростов. Оказалось, что эти кривые выражают общий закон роста, которому подчиняется рост клетки, органа, организма и целых растительных сообществ, например участков леса. Сплошная кривая отражает большой период роста, ее так и называют кривой большого периода роста или, по имени предложившего ее ученого, — кривой Сакса. Согласно такой закономерности рост дерева в высоту сначала идет медленно, затем все быстрее, затем снова уменьшается. Конечно, рост разных пород идет неодинаково. Это отражается в различной крутизне наклона всей кривой или отдельных ее участков. Однако и при этом общий характер кривой останется неизменным. В этом ее универсальность, отражающая общую закономерность роста всех частей дерева: ствола, ветвей, корней, листьев, хвои. Пунктирная кривая, выражающая изменение приростов, еще нагляднее показывает периодичность роста. Она сначала медленно поднимается, потом некоторое время остается почти на одном уровне, затем снова медленно падает до нуля.

Хотя рост любого растения подчиняется законам, выраженным в виде этих двух кривых, относительная скорость роста различных растений колеблется довольно сильно. У большинства высших

растений она измеряется миллиметрами (самое большое — сантиметрами) в сутки. Некоторые же виды имеют рост, измеряемый миллиметрами в минуту. Например, тычиночная нить в цветке злака может вырасти на 2 миллиметра за минуту, а гифы грибов — на 5 миллиметров.

Древесные породы растут значительно медленнее. Чемпион по скорости роста — древесный злак бамбук дает прирост молодых стеблей до 1 метра в сутки, что составляет около 0,5 миллиметра в минуту. В средней полосе нашей страны порослевые побеги ивы, клена, ильма прирастают на 4—5 сантиметров в сутки, что соответствует скорости роста 2 миллиметрам в час. Другие деревья,

находящиеся рядом, растут гораздо медленнее. На этом основании считают, что скорость роста, присущая каждой древесной породе, зависит от ее внутренних свойств. На основе этих свойств деревья разделены на быстрорастущие (лиственница, береза, ивы, тополя, клен американский) и медленно растущие (дуб, тис, самшит). Такие различия закреплены наследственно и не зависят от внешних условий. Каждая древесная порода при однородных внешних факторах имеет определенную, свойственную только ей скорость роста, которая у отдельных экземпляров данного вида опять-таки колеблется в определенных пределах. Частично это

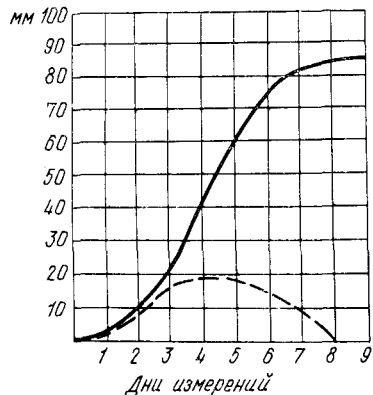


Рис. 81. Кривая роста и кривая приростов (по Л. А. Иванову, 1936)

зависит от неоднородности семян, дающих новое потомство. Даже самым тщательным отбором семян (по весу), посеянных в совершенно однородные условия, например в хорошо промытый кварцевый песок, не удастся добиться вполне одинакового роста разных экземпляров. У сосны в этих условиях только что появившиеся из семени проростки могут отличаться друг от друга на половину от их общей длины. Объясняется это тем, что семена, даже отобранные по весу, могут иметь неодинаковую толщину оболочки, а значит, и неравноценный запас питательных веществ.

Можно себе представить, как сильно будут отличаться друг от друга растения, выросшие не на искусственной, однородной среде, вроде кварцевого песка, а в естественных условиях обитания — в лесу. Здесь, помимо неоднородности внутренних условий, которыми уже обладают различные экземпляры одного и того же вида, они попадают в неодинаковые внешние условия: одно семя попадает на возвышенность, другое — в низину и т. д. В процессе роста между соседними деревьями развивается конкуренция в борьбе за свет, влагу и минеральные питательные вещества. Быстро

растущие экземпляры выходят в верхний полог и там затевают и угнетают отстающие в росте деревья. То же происходит и в почве. Более мощные деревья имеют, как правило, и сильно развитую корневую систему, перехватывающую воду и минеральные соли у других растений с ослабленными корнями. Все это приводит к тому, что в лесу даже в группе деревьев одной породы, одного возраста, растущих на однородной почве, различные экземпляры значительно отличаются друг от друга по росту и развитию. Есть среди них деревья крупные, средние, отстающие в росте.

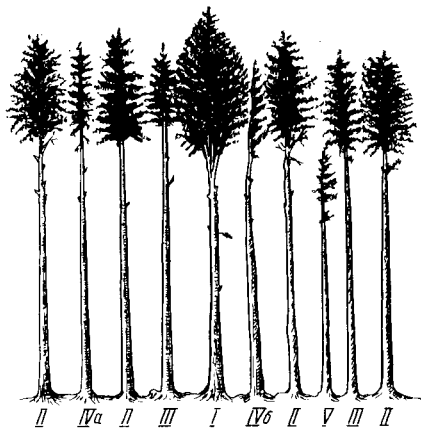


Рис. 82. Индивидуальные различия в росте у деревьев одной и той же породы и возраста в лесу по Крафту (по Л. А. Иванову, 1936)

Все деревья, отличающиеся по росту, разбиты на отдельные однородные группы, классы, ступени роста. Наиболее признанной считается классификация деревьев по степени их господства или угнетения, предложенная немецким лесоводом Крафтом (рис. 82). К I классу отнесены наиболее крупные деревья, названные исключительно господствующими, ко II — успешно растущие, но меньшие по размерам, чем деревья I класса, они называются господствующими. Деревья III класса названы согосподствующими. К IV классу отнесены деревья, отстающие в росте. Они разбиты на два подкласса: IVa — с равномерными кронами и IVb — однобокие. V класс — усыхающие или уже усохшие деревья. При некотором навыке в лесу в любой, на первый взгляд, однородной группе одной породы и возраста можно выделить деревья всех названных классов.

Следует подчеркнуть разницу в росте дерева в высоту и толщину. В высоту дерево нарастает лишь своей вершиной (почкой). Вся остальная, ниже расположенная часть ствола, до основания, вверх уже не растет. Поэтому вбитый в ствол дерева гвоздь остается на одном уровне. В толщину же дерево нарастает всей своей поверхностью (камбием) — от основания до вершины. Кроме того, рост в высоту обычно прекращается задолго до отмирания дерева. Рост же в толщину идет до самой его смерти. Предельный возраст, которого достигают различные породы, неодинаков: тис, дуб — более 1000 лет, сосна — 400—600 лет, ель — 300—500, бук, липа, береза — 300—400, ольха — 200—300, осина — 250—300, тополь — 200—250.

Влияние внешних условий на рост и развитие дерева

Температура

Влияние температуры на рост определяется тремя основными точками: минимальной, с которой рост только начинается; оптимальной, соответствующей наибольшему устойчивому росту, и максимальной, после которой рост невозможен. При температуре ниже нуля рост у большинства растений не наблюдается. При повышении температуры начинается сначала медленный рост, который все усиливается до температуры, лежащей между 20 и 30 градусами. Более высокие температуры у большинства видов замедляют процесс роста. Эти три основные точки температуры неодинаковы не только для разных растений, но и для различных органов одного и того же вида в разные сроки (этапы) его развития. Так, температуры развития корней и побегов могут быть различными. Сосны обыкновенная, горная, веймутова, кедр сибирский требуют для начала роста корней и побегов одну и ту же температуру: 5—6 градусов. У ели, пихты, лиственницы побеги требуют более высокой температуры (7—10 градусов), чем корни (5—6 градусов). Не всегда требуются более высокие температуры для цветения древесных пород. Такие породы, как ольха, береза, лещина, вяз, ива, цветут ранней весной, еще до распускания листьев, при более низкой температуре, чем та, при которой происходит рост вегетативных органов.

Свет

Действие света на рост растения довольно сложное. Оно может быть прямым и косвенным. Косвенное состоит в том, что свет нужен для фотосинтеза, при котором образуются органические вещества, необходимые для роста побегов и корней. Однако свет может оказывать и прямое действие на рост. Так, побеги прорастающего картофеля в темноте (в подвале) растут быстрее, чем на свету, значит, свет задерживает их рост. Дерево, растущее одиночно, обычно ниже, чем рядом растущие деревья в насаждении, что тоже можно объяснить лишь тем, что на свободе больше света, чем в насаждении, и именно он задерживает рост, так как все остальные внешние условия здесь более или менее одинаковы.

Растение, выросшее в полной темноте, резко отличается от растущего на свету не только отсутствием хлорофилла, но и ненормальной формой. Стебель в силу быстрого роста сильно вытягивается, слабо ветвится, листья недоразвиты. Такие выросшие в темноте растения называют этиолированными. Свет здесь необходим не для усиления роста, а для подавления его и получения

нормальной формы растения, причем количество света, требующееся при этом, совершенно ничтожно. Даже освещение в течение 1 минуты лампой в 400 свечей заметно влияет на рост этиолированных растений, приближая их к нормальной форме. Поэтому такое действие света называют формативным, поскольку оно изменяет саму внешнюю форму растения. Формативное действие света зависит не только от количества света, но и от его качества. Наиболее эффективными являются сине-фиолетовые лучи, тогда как красные (очень важные для фотосинтеза) не оказывают задерживающего влияния на рост. При нехватке сине-фиолетовых лучей может быть частичная (неполная) этиоляция. Поэтому всюду, где растение испытывает недостаток этих лучей (в лесу, в теплицах и оранжереях, в комнатах и пр.), оно вытягивается сильнее, чем на полном солнечном свете, хотя и образует при этом нормальные зеленые стебли и листья.

Как уже было отмечено, в лесу деревья, отеняемые с боков друг другом, как правило, бывают выше, чем на просторе. Такой отеняющий подгон окружающими второстепенными деревьями иногда создают искусственно для ускорения роста основных пород и очистки их стволов от сучьев. Про дуб, например, так и говорят, что «он любит расти в шубе, но с открытой головой», подразумевая под «шубой» окружающие деревья. Выходит, что этиоляция в определенных пределах — не патологическое явление, а скорее, приспособительная реакция в ответ на слабое освещение. У различных пород этиоляция развита неодинаково: у многих хвойных она проявляется слабее, чем у лиственных, не говоря уже о том, что проростки хвойных зеленеют в полной темноте. Почки на дереве распускаются преимущественно на освещенной стороне. Особенно заметно это у таких пород, как тополь пирамидальный, у которого они развиваются на наружной морфологически нижней стороне, тогда как у пород с повисающими ветвями, как у ивы плакучей, — на морфологически верхней стороне.

Влажность

Для нормального роста растения необходима высокая степень насыщения цитоплазмы водой. Это требуется для эмбриональной фазы роста. В еще большей мере зависит от условий водоснабжения фаза растяжения, так как увеличение объема, характеризующее эту стадию, идет за счет притока воды в клетку. Хорошим примером необходимости определенного количества воды для роста могут служить условия прорастания семян. Находясь в воздушносухом состоянии (когда в них сдержится лишь 10—12 процентов воды от абсолютно сухого веса), семена могут сохраняться в течение многих лет, совершенно не обнаруживая признаков жизни. Но лишь только они набухнут в воде, как сейчас же трогаются в рост.

Это в известной мере относится и к росту взрослых растений, в том числе древесных. Есть прямая связь между влажностью отдельных частей дерева и скоростью их роста. Растущие части (однолетние побеги, хвоя, листья, наружные части ствола и ветвей) наиболее богаты влагой. Влажность их постепенно уменьшается от начала к концу вегетационного периода. Казалось бы, чем влажнее почва, тем лучше рост. Однако вода, заполняя промежутки между частицами почвы, вытесняет из них воздух, что лишает корни кислорода и этим задерживает рост всего растения.

Оптимальная влажность для большинства древесных составляет 60% полной влагоемкости почвы. Для засухоустойчивых видов (например, лоха) она может быть равной 40, а для влаголюбивого ясеня — 80 процентам полной влагоемкости почвы. Полная влагоемкость — это наибольшее количество воды, которое может удержать в себе данная почва. Для ее определения исследуемую почву помещают в специальный почвенный стакан с дном из металлической сетки. Стакан с почвой наполовину погружают в более широкий сосуд с водой. Как только почва полностью пропитается водой, стакан с почвой взвешивают. Затем почву высушивают в сушильном шкафу до постоянного веса и снова взвешивают. Вес потерянной при этом воды, выраженный в процентах от сухого веса почвы, и есть полная влагоемкость почвы. Величина ее зависит от типа почвы и составляет от 25 (песок) до 40—60 процентов (глина).

Период покоя дерева

Дерево растет неравномерно даже в течение суток, обнаруживая суточную периодичность роста. Считается, что на юге дерево растет преимущественно ночью, а на севере (особенно в холодные ночи) — главным образом днем. Помимо суточной, рост имеет годичную периодичность, зависящую как от внешних, так и от внутренних факторов. Наибольший прирост органической массы дерева в средней полосе происходит в июне. Второе место занимает июль. Именно в этот период дерево потребляет больше всего воды и минеральных веществ.

У большинства деревьев рост побега начинается весной и заканчивается летом, еще задолго до наступления холодов. Покой имеет не только конус нарастания, но и камбий в стволе и ветвях. Уже в августе-сентябре, когда температура еще довольно высокая, камбий замедляет свою деятельность, отделяет в сторону древесины последние, уже как бы сплюснутые клетки и больше не делится совсем до весны. Интересно, что весной камбий пробуждается при более низких температурах. Покой конуса нарастания и камбия совпадает обычно с листопадом и закладкой почек на побегах, так что все эти процессы связаны между собой и с внешними

условиями. И все-таки не внешние условия вызывают наступление покоя. Ведь остановка роста и закладка почек, например у березы, происходит уже в начале июня, когда, казалось бы, все условия для роста самые благоприятные. Видимо, решающими здесь являются не внешние, а внутренние причины, влияние которых неодинаково в течение всего периода покоя. Это можно доказать опытным путем.

Ветки растения срезают и ставят в воду при комнатной температуре. В опытах Л. А. Иванова (1936) почки на ветках ильма в августе и сентябре совсем не трогались в рост. Распускание цветочных почек началось с октября, затем количество их с каждым месяцем все росло и наконец в апреле достигло 100 процентов. Почки, образующие побеги с листьями, распускались позже, начиная с декабря и до мая. Эти данные показывают, что в разное время года глубина покоя неодинакова и зависит от различных причин. Если никакими внешними причинами (условиями) вызвать рост не удастся (как, например, в приведенном опыте — в августе), то такой покой называют глубоким. Если же рост сдерживается только внешними условиями (низкой температурой и пр.), то это будет вынужденный покой. Как правило, в глубоком покое растение находится в течение осенних месяцев — с августа по ноябрь. Затем оно постепенно переходит в вынужденный покой, степень которого с приближением весны увеличивается, а степень глубокого — уменьшается. Из состояния вынужденного покоя растение можно вывести методом теплых ванн, т. е. погружением срезанных веток в теплую воду (с температурой 35 градусов) на 9—12 часов, после чего температура воды может оставаться комнатной. Эти меры используют в практике для ранней выгонки цветов. Можно самому таким путем получить букет цветущей сирени или черемухи в январе. Глубина и длительность покоя растения зависят, видимо, прежде всего от тех закрепленных наследственности свойств, которые выработались у далеких его предков. Зависят они и от условий вегетации летом и осенью. Осенние осадки или поливы, а также азотные удобрения задерживают наступление покоя, а засуха, летняя жара, фосфорные и калийные удобрения — ускоряют.

Глубокий покой переживают главным образом почки годовых побегов и камбий, не имеют глубокого покоя корни. Рост их зависит прежде всего от влажности почвы. При достаточной влажности корни растут в течение всего вегетационного периода. Пересыхание почвы останавливает их рост. Максимум прироста корни дают в период наибольшего количества выпадающих осадков. Если влаги достаточно, то рост корней зависит от температуры почвы. По данным В. В. Смирнова (1964), корни ели закончили рост во второй декаде октября при температуре почвы 5,9 градуса, а корни сосны — в первую декаду, когда почва имела температуру 6—8 градусов. Длительность и глубина покоя у различных древесных пород неодинакова. Наиболее продолжительный и глубокий покой имеют бук, клен остролистный, дуб.

Может быть покой и у семян. Семена древесных растений ведут себя в этом отношении по-разному. Так, семена ивы, березы, ели, сосны прорастают сразу же, как только созреют, и покоя не имеют. Зато семена пихты, бука, кедра, ясеня, граба, клена, липы имеют период покоя и даже при благоприятных условиях прорастают лишь на следующий год. Мало того, покой может увеличиться и перейти в так называемый вторичный покой, если зимой хранить эти семена в теплом сухом месте. Чтобы избежать этого крайне нежелательного явления, следует зимой создать семенам условия, близкие к природным, т. е. хранить в увлажненном песке, торфе, земле, в прохладном помещении. Подобный прием, нарушающий глубокий покой, получил название стратификации. Охлаждение здесь необходимо не только для снятия глубокого покоя, но и для нормального развития проростков. Воздействуя различными веществами (метиловым эфиром, альфа-нафтилуксусной кислотой, препаратом Н-1 и др.), можно продлить покой семян (например, опудривая клубни препаратом Н-1), можно выдерживать их в покое в течение 2—3 лет. Опрыскивая деревья (яблоню, вишню и др.) раствором альфа-нафтилуксусной кислоты, можно продлить их покой, что очень важно для предохранения от поздних весенних заморозков. Все эти приемы являются средствами управления покоем.

Таким образом, зимний покой деревьев закреплен наследственно и вызывается внутренними причинами. Однако длительность его и сроки наступления меняются под влиянием внешних условий. Покой имеет очень важное приспособительное значение в жизни древесных растений. Это уход дерева от неблагоприятных условий во времени. Заблаговременная остановка роста позволяет растению встретить первые заморозки и зимние морозы с побегами, закончившими рост, и поэтому гораздо более морозоустойчивыми, чем растущие.

Ростовые вещества — гормоны роста

Мы уже указывали, что каждая клетка в процессе ее роста проходит три фазы: эмбриональную (интенсивного деления клеток), растяжения (собственно роста) и внутренней дифференцировки (окончательной специализации клетки). Ученый Габерландт (Strusburger, 1967) заметил, что надрезание клубня картофеля вызывает интенсивное деление клеток в зоне надреза. Это можно было объяснить только тем, что из поврежденных при надрезании клеток вытекает какое-то вещество, которое действует на соседние здоровые клетки, побуждая их к делению. Поскольку это вещество выделяется при поранении ткани, оно было вначале названо раневым гормоном. Подобные процессы происходят и у дерева при нанесении раны. Окружающие клетки вдруг

начинают интенсивно делиться, образуя нежную ткань каллюс, который в виде валиков начинает наплывать с двух сторон на поверхность раны, затягивая ее.

Дальнейшие опыты были проведены с колеоптилем злаков, оказавшимся очень удобным объектом для изучения роста. Колеоптиль злака — его первый наземный листовый орган, представляющий собою белый колпачок (напоминающий палец перчатки), который затем расходится, позволяя выдвинуться находящемуся внутри него первому настоящему зеленому листочку. Длина колеоптиля 1—2 сантиметра, диаметр у основания 1,5—2 миллиметра. Колеоптиль очень быстро растет и этим удобен для наблюдения. Он растет своим основанием, где находится его зона роста. В то же время, если острой бритвой срезать верхушку колеоптиля длиной всего 1 миллиметр, то такой декапитированный (обезглавленный) колеоптиль прекращает рост. Если отрезанную верхушку насадить на колеоптиль, рост возобновляется. Колеоптиль

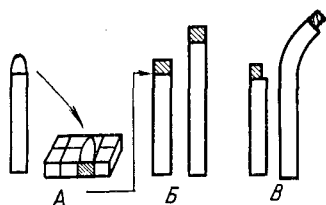


Рис. 83. Действие ростовых гормонов (ауксинов):

А — приготовление агарового блока, содержащего ауксин; Б — рост колесоптиля под влиянием агарового блока; В — искривление колесоптиля при односторонней посадке агарового блока на колеоптиль (по П. Б. Раскату, 1958)

растет в том случае, если между ним и верхушкой вставлен тонкий слой (блок) желатина или агара (студнеобразного органического вещества, получаемого из морских водорослей). Если же между верхушкой и колеоптилем проложить кусочек оловянной фольги (вроде той, в которую завертывают шоколад), то рост останавливается. Отсюда следует, что рост управляется каким-то веществом, которое вырабатывается верхушкой и перетекает затем вниз в зону роста. Этот вывод подтверждается следующим опытом.

Срезанную верхушку колеоптиля помещают на желатиновую или агаровую пластинку не менее чем на час. Если затем представить эту пластинку вместо верхушки к обезглавленному колеоптилю, рост возобновляется, как будто верхушку не удаляли. Значит, сама верхушка не играет никакой роли в росте, а все дело в том веществе, которое впитывает в себя из верхушки колеоптиля агаровый блок. Вещество это было названо гормоном роста, или ауксином. По своей химической природе ауксин оказался индолилуксусной кислотой, или сокращенно ИУК. Если агаровый блок, содержащий ИУК (ауксин), насадить на одну сторону колеоптиля, то эта сторона будет расти больше, чем противоположная, в результате чего произойдет изгиб (рис. 83). Величина этого изгиба (угол наклона к вертикали) служит даже

мерой количества ауксина, перешедшего в агаровый блок из верхушки coleoptilya.

Сила ауксина, как стимулятора роста, очень велика. По подсчетам Ф. Вента (1972), одна унция (28,35 грамма) ауксина обеспечила бы прирост побегов настолько, что они смогли бы опесачить Землю. Такая же порция сахара смогла бы дать лишь 0,00001 того прироста, который вызвал ауксин. Отсюда следует, что ауксин является не строительным материалом, подобно сахару, а служит именно гормоном (регулятором) роста. Оказалось, что ауксин является одинаковым у разных растений. Так, верхушка с coleoptilya овса вызывает рост coleoptilya пшеницы, и наоборот.

Ауксин вырабатывается и в верхушке стебля дерева, а затем перемещается вниз, вызывая рост клеток. Действие ростовых веществ у древесных растений очень наглядно проявляется в так называемой полярности. Известно, что такие породы, как тополь, хорошо размножаются черенками, т. е. отрезками стебля длиной 30—50 сантиметров. Если такой черенок

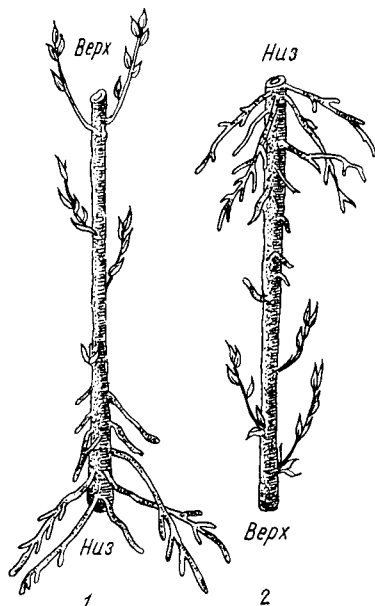


Рис. 84. Полярность черенков, доказывающая перетекание гормонов по лубу черенка к месту образования побегов на одном конце (полюсе), а корней — на противоположном, независимо от положения черенка в пространстве:

1 — черенок в нормальном положении; 2 — в перевернутом (по П. А. Генкелю, 1970)

подвесить на нитке во влажной атмосфере, то на морфологически верхнем конце черенка образуются ветви, а на нижней — корни. При подвешивании черенка в обратном направлении (положении) корни все равно образуются на морфологически нижнем конце, хотя он теперь будет вверху, а ветви — на верхнем (который теперь внизу) — рис. 84. Такое явление можно объяснить лишь тем, что здесь происходит по вполне определенным направлениям передвижение гормонов, стимулирующих в местах своего скопления образование корней. Передвижение гормонов происходит по лубу, а не по древесине черенка. Это доказывается известным нам приемом — снятием кольца коры примерно посередине черенка. При этом над кольцевой вырезкой коры образуются корни, т. е. так же, как если бы черенок в этом месте был совсем перерезан.

Применение индолуксусной кислоты дало очень много для практики. Оказалось, что ИУК способна искусственно вызывать

образование корней у черенков тех пород (клен, жимолость, па- дуб и др.), которые не образуют корней так легко, как черенки тополя. Для стимулирования корнеобразования черенки выдержи- вают в водном растворе ИУК концентрацией 2—50 миллиграммов на литр воды в течение 3—24 часов. Благодаря применению ИУК плантации таких ценнейших пород, как кофе, шоколадное дерево, гевейя (дающая каучук), за короткий срок возросли в 3—4 раза за счет размножения черенками. При опрыскивании яблони рас- твором ИУК удается значительно уменьшить преждевременное опадение недоразвитых плодов.

Действием гормонов роста объясняется так называемая кор- реляция роста у древесных растений. Например, при повреждении верхушки хвойных пород ближняя боковая ветвь усиливает рост, погибает и постепенно становится на место главной оси. При удалении боковых почек у сосны усиливается рост главной оси.

Большой интерес вызвали новые стимуляторы роста — гиббе- реллины. Японский ученый Куросава (Kurosawa, 1926), изучая болезнь риса, вызываемую грибом гибберелла, установил, что одним из признаков этой болезни является чрезмерный рост растений. Оказалось, что если подействовать экстрактами из гриба гибберелла на здоровые растения, то рост их резко усили- вается. Был выделен ряд различных гиббереллинов: из грибов и высших растений.

Гиббереллин — более сильный стимулятор роста, чем ауксин. Применяют его в концентрациях, измеряемых миллиграммами на литр. Раствор по каплям наносят на верхушечные почки, или оп- рыскивают им растение. При этом капуста достигает двухметровой высоты, а конопля — 6—8 метров. У бескосточкового винограда (кишмиш) гиббереллин вызывает значительные увеличения раз- меров ягод и веса гроздей. Под действием гиббереллина абрикос и персик резко увеличивают свой рост. Дуб усиливает рост в де- сятки раз. К сожалению, часто при этом падает морозостойкость побегов.

Помимо ауксинов и гиббереллинов, в растении существуют ингибиторы (тормозители) роста. Мы уже видели, что в опреде- ленные периоды выживание дерева зависит от его способности подавить рост и перейти в состояние покоя. Считается, что в это время в растущих частях дерева содержание ингибиторов преоб- ладает над ауксинами, а когда дерево трогается в рост, то наобо- рот. Вначале существование ингибиторов роста лишь предпола- гали и этим объясняли задержку прорастания семян в сочных плодах. Затем было установлено, что покоящиеся почки ясеня и глазки картофеля содержат большое количество ингибиторов, которое резко снижается после нарушения покоя. Были выделены природные ингибиторы роста из почек ивы, коры винограда и дру- гих древесных растений. Оказалось, что среди ингибиторов есть стимуляторы роста, которые в малых количествах действуют как стимуляторы, а в больших — как ингибиторы (феруловая кислота).

Движения растений

Мы привыкли считать растения неподвижными в отличие от животных. Но вспомним уже известную нам мимозу стыдливую, у которой листочки движутся на наших глазах, складываясь попарно, едва лишь мы дотронемся до одного из них. Конечно, это растение составляет исключение, и у большинства других видов мы таких заметных движений не обнаружим. Но это не значит, что растения неподвижны. Все растения способны к движениям и совершают их, только эти движения очень медленны и поэтому они остаются незамеченными для нашего глаза. Большинство движений относится к ростовым, т. е. связаны с ростом растений. Да и сам рост представляет собой перемещение растущих частей, т. е. движение, которое незаметно только потому, что оно происходит слишком медленно. Современная ускоренная киносъемка позволяет снять на киноплёнку прорастание семени и воспроизвести этот рост на киноэкране, как движение.

Ростовые движения, возникающие под влиянием односторонне действующих раздражителей и приводящие к ростовым изгибам растения, называются тропизмами. Смотря потому, какой внешний фактор является раздражителем (свет или сила земного притяжения), эти изгибы соответственно называются фото- и геотропизмами.

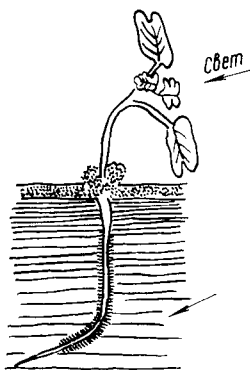
С помощью тропизмов дерево размещает в пространстве свои части (ствол, ветви, листья, корни) наилучшим образом. Если состояние покоя дерева представляет собой уход от неблагоприятных факторов во времени, то тропизмы — это уход различных частей дерева от неблагоприятных условий в пространстве. Ростовый изгиб под действием неравномерного освещения называют фототропизмом. Фототропические изгибы ярче всего проявляются там, где растения получают свет только с одной стороны: в комнатах, теплицах и пр. У растений, размещенных на подоконнике, стебли изогнуты в сторону окна (рис. 85). Если их повернуть в противоположную сторону от света (на 180 градусов), то, постепенно изгибаясь, их стебли в конце-концов снова повернутся к окну. Изгиб органов (в нашем примере — стебля) в сторону света называется положительным фототропизмом, а сами органы — положительно фототропичными. Если же органы изгибаются в сторону, противоположную направлению света, то подобное явление называется отрицательным фототропизмом, который встречается реже, например у корней некоторых растений (подсолнечник) при выращивании их в водных культурах.

У древесных растений фототропизм имеет свои особенности. Например, у хвойных он проявляется слабо: лишь молодой побег



Рис. 85. Фототропический изгиб растения в сторону света (по П. А. Генкелю, 1970)

способен к незначительным фототропическим изгибам. Именно малой подвижностью объясняется стройность ствола у ели и пихты. Лиственные же могут делать изгибы многолетних ветвей и даже стволов высотой до 20 метров. При этом отклонение от вертикальной линии на 10—20 градусов может произойти в течение 1—3 лет. Это обеспечивает большую подвижность ствола и ветвей у лиственных пород при изменении освещенности по сравнению с хвойными в особенности теневыносливыми (ель, пихта). При изменении освещенности удалением части деревьев во время так называемых рубок ухода хвойные хуже приспосабливаются к изменениям светового режима, чем лиственные.



Листья обладают поперечным фототро-

Рис. 86. Схема фототропических изгибов: положительного (стебля), отрицательного (корня) и поперечного (листа) — по Л. А. Иванову, 1936

пизмом, или диафототропизмом, заключающимся в том, что лист располагается перпендикулярно направлению максимума рассеянного света (рис. 86). Прямых же солнечных лучей лист часто избегает, поворачиваясь к ним не перпендикулярно, а под некоторым углом.

Если у проростка проса затемнить верхушку, надев на нее колпачок из фольги, то даже при одностороннем освещении изгиба проростка не произойдет. При снятии колпачка проросток изгибается в сторону большего освещения (рис. 87). Это доказывает, что фототропизм воспринимается верхушкой проростка и что это восприятие передается затем в нижерасположенную зону, где и происходит изгиб.

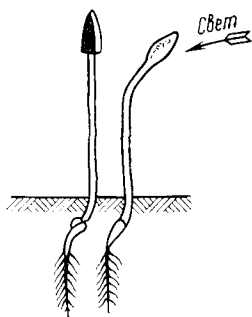


Рис. 87. Разделение восприятия и реакции раздражения. Проросток (слева), затемненный колпачком, на верхушке не изгибается, не затемненный (справа) изгибается к свету. Место изгиба освещено у обоих проростков одинаково (по Л. И. Иванову, 1936)

Опыты, очень похожие на те, о которых уже говорилось (отрезание верхушки coleoptily овса и подкладывание под нее поочередно желатина, а затем оловянной фольги), но сделанные с односторонним освещением, подтверждают, что фототропический изгиб совершается за счет перемещения ростового гормона ауксина на затемненную сторону и более быстрого роста этой стороны по сравнению с освещенной. Это объясняет более быстрый рост затемненной части растения и причину его изгиба.

Ростовые изгибы, вызванные односторонним действием силы земного притяжения, называются геотропизмом. У проростка, положенного горизонтально на поверхность почвы, очень скоро растущий корешок изгибается вертикально вниз (он положительно геотропичен), а стебелек — вверх (он отрицательно геотропичен). Особенно наглядно это получается, если проросток выращивается в стеклянной трубке, как это предлагает делать Ф. Вент (1972). Едва только корень проростка выйдет за края трубки, как он тут же устремляется вниз, а стебелек — вверх (рис. 88). Помимо этих двух видов геотропизма, есть еще поперечный, свойственный стелющимся по земле стеблям, как у кедрового стланика, и корневищам (видоизмененным подземным стеблям), какие бывают у пырея). Будучи отклоненным от своего обычного положения они стремятся вернуться в прежнее горизонтальное положение.

Направление ветвей дерева связано с отрицательным геотропизмом, причем степень их геотропичности различна. При очень сильном геотропизме ветви направляются вертикально

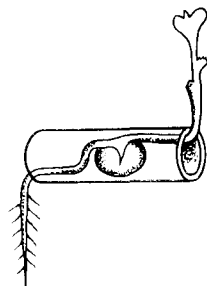


Рис. 88. Реакция растения на земное притяжение (геотропизм). При выращивании проростка в трубке его стебель изгибается кверху, а корень — вниз, как только они выйдут за края трубки (по Ф. Венту, 1972)

вверх параллельно оси ствола и образуют пирамидальную крону, как у тополя пирамидального, кипариса. У ветвей березы, ивы, имеющих свисающую вниз плакучую крону, отрицательный геотропизм выражен очень слабо. Это два крайних случая направления ветвей. В большинстве же случаев боковые ветви занимают промежуточное положение, под некоторым углом к вертикали. Лишь в самом начале роста из почки боковые ветви бывают отрицательно геотропичны и направляются вверх, а затем постепенно отклоняются и занимают положение под углом к оси ствола от 30 до 90 градусов. Побеги из почек на концах ветвей сначала также растут вертикально, а затем постепенно отклоняются к направлению ветки, на которой они сидят. Особенно заметно это у сосны: побеги вначале стоят на концах ветвей вертикально, как свечи на новогодней елке, а затем отходят вниз. У ели, наоборот, молодые побеги обладают очень слабым отрицательным геотропизмом, поэтому свисают вниз, затем постепенно поднимаются и совпадают с направлением несущей их ветви.

Причиной геотропических изгибов является неравномерный рост верхней и нижней сторон органа роста при отклонении его от вертикали. Вследствие этого и геотропические изгибы возникают лишь в растущих частях. У древесных растений геотропические изгибы обеспечивают прямолинейность и стройность ствола, а также высокое качество древесины. В отличие от фототропизма,

геотропизм проявляется как у лиственных, так и у хвойных пород. Изгиб могут давать даже стволы толщиной до 30 сантиметров, если их отклонить от вертикального положения.

Для геотропического воздействия на лежащий на земле проросток нужно, чтобы у него была нижняя и верхняя стороны, т. е. чтобы проросток лежал неподвижно. Если же проросток или целое растение медленно вращать вокруг оси, проходящей через центр стебля, то в этом случае у растения не будет ни верха, ни низа, так как они будут непрерывно меняться местами. Для этого был сконструирован специальный прибор клиностат, главной частью которого является мощный часовой механизм, соединен-

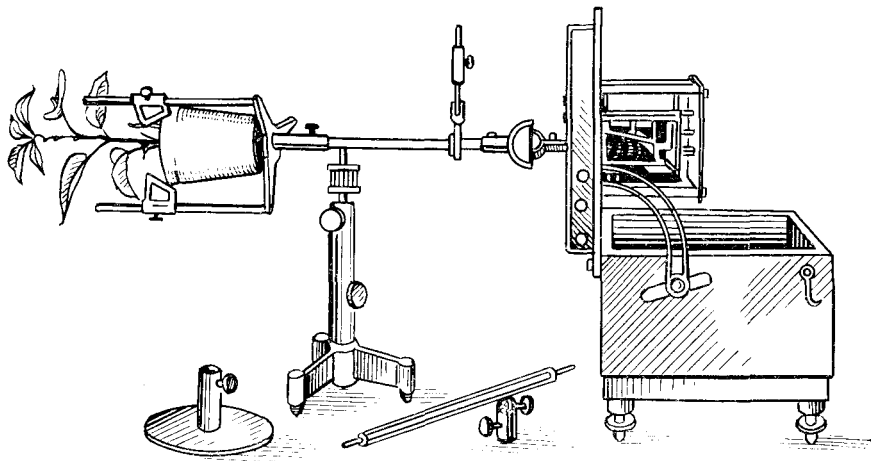


Рис. 89. Клиностат (по П. А. Генкелю, 1962)

ный с осью. Растение закрепляется в горизонтальном положении и затем с помощью часового механизма медленно вращается вокруг горизонтальной оси, делая при этом от одного до десяти оборотов в час. Оказалось, что при медленном вращении горизонтально закрепленного растения изгиба не происходит, так как здесь верхняя и нижняя стороны растения постоянно меняются местами (рис. 89). Если же растению давали перед вращением несколько минут полежать в горизонтальном положении, то оно изгибалось будучи уже на клиностате во время вращательного движения, причем так, что верхняя сторона у него оказывалась вогнутой, а нижняя — выпуклой. Таким образом, было доказано, что именно сила тяжести вызывает раздражение, которое и приводит в конечном итоге к изгибу. Время, необходимое для восприятия раздражения, составляет всего несколько минут, а для совершения самого изгиба требуются уже десятки минут или даже часы.

Как объяснить, что у проростка, лежащего на поверхности почвы, корень всегда изгибается вниз, а стебель — вверх? Геотропические изгибы так же, как и фототропические, объясняются перераспределением ростового гормона ауксина на разных сторонах органа. Ростовый гормон, как оказалось, одинаковый для корня и для стебля, скапливается на нижней стороне проростка, имеющей положительный заряд. Следует подчеркнуть неодинаковую чувствительность корня и стебля к ростовому гормону: у корня она гораздо выше, чем у стебля. Таким образом, то количество гормона, которое стимулирует рост стебля, задерживает рост корня. В силу этого одно и то же количество гормона дает различный результат на разных концах проростка: нижняя сторона стебля растет быстрее верхней и стебель изгибается поэтому вверх; у корня же, наоборот, под влиянием гормона нижняя сторона его растет медленнее, а верхняя быстрее и поэтому корешок растения изгибается вниз (см. рис. 88).

Рост и развитие каждого живого организма, в том числе и дерева, происходят одновременно, перекрещиваясь и дополняя друг друга. Рост клетки, ткани, органа и организма всегда связан не только с изменением размеров, массы, но одновременно характеризуется и появлением ряда новообразований, новых свойств и качеств. Как указывал Д. А. Сабинин (1963), рост не может быть без развития, как и развитие не может быть без роста. Если до сих пор мы говорили о росте растения — разрастании его тела и органов, то теперь обратимся к тем сторонам жизненного процесса, которые определяют появление у растения новых качественных особенностей и свойств, т. е. к признакам, характеризующим его развитие.

Что же такое развитие растения? Если рост — это необратимое увеличение размеров и массы тела, связанное с новообразованием элементов структуры организма, то развитие (по М. Х. Чайлахяну, 1963) — это качественные изменения структуры и функций растения и его отдельных частей, органов, тканей и клеток, возникающие в процессе жизненного цикла. Значит, в любом случае речь идет об изменениях растения на протяжении всей жизни — от прорастания семени до естественной смерти. Какие же это изменения? Прежде всего в жизни каждого растения есть два резко различных периода: первый — вегетативного роста, когда оно образует только вегетативные органы (корень, стебель, листья, почки), и второй — цветение, образование плодов и семян для размножения. Все растения по этому признаку представлены в основном двумя типами: монокарпическими, цветущими и плодоносящими один раз в жизни, и поликарпическими, которые цветут и плодоносят многократно. Монокарпические растения, или монокарпики, — это однолетние (озимые и яровые хлеба), двулетние (свекла, морковь) и многолетние формы (агавы, бамбуки). Эти формы отмирают после наступления плодоношения, прожив несколько месяцев, год, 2, а иногда 10—15 лет

и более. Бамбук отмирает каждые 33 или 66 лет. Все эти годы он накапливает вегетативную массу, а затем дает последнюю мощную вспышку жизни — образует огромный цветonoсный побег, на который тратит все имеющиеся запасы, и отмирает. Поликарпические растения, или поликарпики, — все древесные растения, кустарники и большая часть многолетних, цветущих и плодоносящих многократно, в течение многих лет, но при этом не отмирающих. У древесных растений обычно при обильном плодоношении подавляется рост и они лучше растут в периоды и годы между плодоношениями.

Весь жизненный цикл растения, его распределение во времени запрограммированы в наследственном аппарате, хотя развитие может изменяться под влиянием условий окружающей среды. Таким образом, развитие представляет собой полный цикл жизнедеятельности растения, включающий все его жизненные процессы и проявления. Чтобы показать, в чем именно состоят изменения развивающегося растения, весь его жизненный цикл следует разбить на отдельные последовательные периоды — этапы (фазы, стадии) и сравнить их между собой. М. Х. Чайлахян (1963) считает, что развитие растения начинается уже с самого момента его зарождения, т. е. с оплодотворения яйцеклетки спермием, с зиготы. По мнению этого ученого, в развитии любого растения чередуются следующие четыре жизненные этапа: эмбриональный; молодости, или ювенильный; зрелости и размножения; старости. Эмбриональный этап — период формирования зародыша и семени. Этап молодости охватывает период закладки, роста и развития вегетативных органов (от прорастания семени до появления способности к образованию органов) размножения. Этап зрелости и размножения — период цветения, от появления зачатков органов размножения до формирования бутонов и цветков, роста, развития и созревания плодов и семян. Этап старости — период от полного прекращения плодоношения до естественного отмирания растения. Все эти этапы характеризуются особенностями морфологического строения и развития растения.

Для монокарпических растений характерно, что все этапы проходят последовательно и осуществляются 1 раз в жизни без повторения независимо от общей продолжительности жизненного цикла. У поликарпических растений этапы эмбриональный и молодости наступают и осуществляются 1 раз в жизни. Этап зрелости наступает у них также 1 раз, но осуществляется в течение длительного времени многократно, как и этап размножения.

Очень интересной оказалась классификация возрастных состояний растений Т. А. Работнова (1965), широко используемая советскими ботаниками в работах по онтогенезу растений (1955 г.). Есть попытки разбить и жизненный цикл дерева на отдельные этапы. Немецкий ученый Г. Лир (Lug, 1967) выделяет такие фазы (этапы) в развитии дерева: юности, роста, зрелости, старения. Эти фазы развития Г. Лир пытается даже представить

в пространстве (конечно, условно), как они распределяются на взрослом дереве (рис. 90).

Переломным моментом в жизни каждого растения является переход от вегетативного роста к цветению и плодоношению. Каковы же причины этого перехода, который столь закономерно осуществляется у разных растений в соответствии с их природой, с их наследственностью? Сейчас пока изучено два важнейших фактора, действующих на развитие растений и способствующих переходу его от вегетативного роста к цветению и плодоношению. Первый из них — температура. Влияние температуры на развитие древесных растений подтверждают опыты. Разные виды деревьев и кустарников переносили осенью в оранжерею и оставляли их там до весны. Оказалось, что почки таких растений следующей весной и летом либо не распускались, либо давали лишь недоразвитые побеги и листья, да и то с большим опозданием. Если же одну из веток такого растения охлаждали, то почки на ней распускались нормально, тогда как на неохлажденных ветвях они оставались в покое. На основании этого был сделан вывод, что длительное воздействие пониженных температур сезонного климата для древесных растений столь же необходимо, как и для травянистых, и тоже имеет приспособительный характер, регулируя своевременное вступление в состояние покоя и этим предотвращая гибель от морозов. Выходит, что деревья умеренной зоны нуждаются в холоде

так же, как южные в тепле, что обусловлено естественно историческими факторами. Большинство деревьев и кустарников, цветущих ранней весной, уже осенью (а иные даже в начале августа) имеют скрытые в почках, готовые тронуться в рост побеги с зачатками листьев и цветков. Но чтобы это произошло, требуется пройти «двойной контроль» в виде двух сигналов: зимних холодов и весеннего тепла. Так деревья гарантируют себе начало роста только в благоприятный для этого период.

Следующий фактор, влияющий на развитие растений, — свет. Растения, насекомые, птицы, животные и человек непрерывно в течение всей своей жизни испытывают на себе воздействие суточных ритмов солнечной лучистой энергии. День сменяется ночью, ночь — днем. Равенство дня и ночи по продолжительности имеется только в экваториальных широтах Земли. Во всех же других

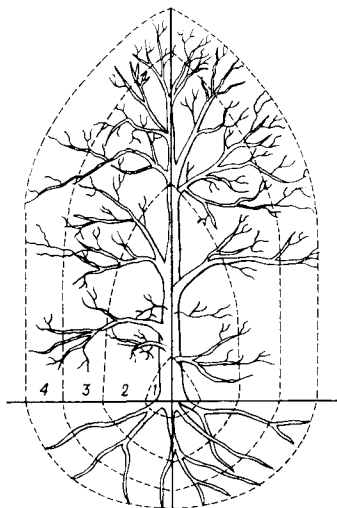


Рис. 90. Схема этапов (фаз) развития, которые проходит дерево в течение своей жизни: 1 — фаза юности; 2 — фаза роста; 3 — фаза зрелости; 4 — фаза старения (по Г. Лиру, 1967)

местах, особенно в полярных, продолжительность дня и ночи, или, точнее, соотношение между длиной дня и ночи, ежесуточно, изо дня в день меняется. Растения не остаются безучастными к этому явлению. Наоборот, в течение многовековой эволюции они приспособились реагировать на соотношение между длиной дня и ночи, их развитие в значительной мере зависит от этого показателя.

В 1920 году американские ученые В. Гарнер и Н. Аллард (Максимов, 1961) выделили три группы растений по их реакции



Рис. 91. Влияние длины дня на цветение хризантемы:

1 — на коротком дне; 2 — одна ветка на коротком дне; 3 — на длинном дне (по П. А. Гевкелю, 1962)

на соотношении продолжительности дня и ночи, названное ими фотопериодизмом:

1. Растения короткого дня, у которого цветение вызывается пребыванием на коротком дне (не более 14 часов): акация белая, астры, георгины, просо, капуста кочанная, конопля, хризантемы, перилла. Два последних растения — излюбленные объекты для изучения фотопериодизма. Поэтому огромное количество опытов выполнено именно на хризантеме и перилле, ярко выраженных растениях короткого дня (рис. 91).

2. Растения длинного дня, у которых цветение наступает на длинном дне (более 14 часов): пшеница, ячмень озимый, овес, шпинат, подорожник, лен, лук, салат, свекла, укроп.

3. Растения, не реагирующие на длину дня: фасоль, подсолнечник, гречиха, виноград, сирень обыкновенная.

Таким образом, в группу длиннодневных попали растения северных широт, а короткодневных — южные растения. Нейтральные виды могут расти как на севере, так и на юге.

Если строго придерживаться формальной классификации и считать основным показателем только время перехода к цветению, то все древесные растения надо было бы отнести к нейтральной группе. Если же их не связывать только с цветением, как рекомендует Б. С. Мошков (1961), то оказывается, что они реагируют по-своему на фотопериодическое воздействие. Резервом для органов размножения служат вегетативные органы. У деревьев же вегетативная масса столь велика, что оперативно регулировать ее развитие действием света и температуры труднее, чем у однолетних и даже двулетних травянистых растений.

Акация белая (растение короткого дня) при перенесении на длинный день (под Ленинградом) никогда не заканчивает рост до наступления холодов и поэтому вымерзает. Если же искусственно укоротить день до 14 часов (вместо 18), то акация белая, абрикос, орех грецкий раньше заканчивают рост, их побеги успевают подготовиться к зиме и не вымерзают.

Длина дня у древесных растений влияет не только на длительность периода роста, но и на сам прирост. Двухлетняя ива северная (растение длинного дня) при перенесении на короткий день резко сокращает прирост:

Длина дня в часах	18	14	10
Средний прирост черепков в сантиметрах . .	437	71	27
То же в процентах	100	16,2	6,1

Таким образом, фотопериодизм оказывает влияние на развитие дерева. Возможно, что он и регулирует основные процессы жизнедеятельности дерева: окончание роста, сбрасывание листьев и переход в состояние покоя. Осень может быть как холодной, так и обманчиво теплой. Стойким же астрономическим показателем, который никогда не подведет, является длина дня. Она позволяет даже при обманчивой теплой погоде заблаговременно заканчивать рост и готовиться к зиме. Фотопериодическая реакция — это приспособление растений к неблагоприятным периодам времени.

В 1936 году одновременно и независимо друг от друга два советских ученых профессор Б. С. Мошков (1961) и академик М. Х. Чайлахян (1963) установили, что органами, воспринимающими фотопериодическое воздействие, являются листья. Это воздействие передается затем, по-видимому, с особыми гормонами цветения в точку роста, где и формируется цветок, а затем плод и семя.

Фотопериодизм имеет практическое назначение в различных отраслях растениеводства. На явлениях фотопериодической реакции основана так называемая светокультура растений, т. е. выра-

живание растений, в том числе и древесных, целиком на искусственном свете или, чаще, с досвечиванием дополнительно к естественному освещению. В. П. Мальчевский (1946) и И. Н. Никитин (1949) показали, что непрерывное круглосуточное или почти круглосуточное освещение сокращает глубокий покой почек дуба всего до нескольких дней. При этом дуб дает до шести годовых приростов за 1 год. Этим можно сократить срок выращивания посадочного материала из семян. Выращенные на электрическом свете в течение года саженцы дуба и некоторых других пород при пересадке в грунт сохраняют свою «привычку» давать 2—3 годовых прироста в год и естественно растут при этом значительно быстрее, чем обычно. Ускоряется и плодоношение. В опытах И. Н. Никитина сеянцы дуба выращивались 5 месяцев при непрерывном освещении, а затем в открытом грунте зацвели и дали желуди через 8 лет, хотя обычно дуб плодоносит лишь в 40—60 лет.

Развитие растений можно регулировать не только изменением температуры и длины дня, но и физиологически активными веществами. В некоторых опытах удается с помощью гиббереллина заставить зацвести кипарис через 3 месяца (обычно он цветет не ранее пятилетнего возраста). Были случаи, когда сеянцы секвойи зацветали под действием гиббереллина в возрасте 6 месяцев.

ДЕРЕВО И ОКРУЖАЮЩАЯ СРЕДА

Мы уже говорили о том, как сильно отличается по внешнему виду дерево, растущее на свободе, от дерева, выросшего в лесу. Объясняется это тем, что в лесу создается своя среда обитания для дерева, совершенно иная, чем вне леса. Здесь другой климат, другая почва, иной почвенный покров, меньше света и он иного состава, чем на открытом месте. По выражению основоположника учения о лесе Г. Ф. Морозова (1949), полог леса подобно «продырявленному зонтику» пропускает не все выпадающие осадки. Часть влаги задерживается кронами и испаряется в атмосферу, другая часть через просветы в пологе достигает почвы, третья стекает по стволу к основанию дерева. В среднем полог леса задерживает от 15 до 80 процентов осадков в зависимости от древесной породы, густоты, возраста леса и других условий. Сосновый лес задерживает на кронах 20 процентов, еловый — 40, а пихтовый — до 60 процентов выпадающих осадков. Сток по стволам у разных древесных пород составляет от 1 до 5 процентов.

В конце лета и осенью происходит массовое опадение листьев деревьев — листопад. Перед листопадом у большинства деревьев листья меняют окраску: краснеют (вишня, клен), желтеют (липа, береза и др.). У ольхи, сирени, а иногда у ясеня листья опадают зелеными. Изменение окраски листьев вызывается распадом хло-

ропластов и их пигментов, а иногда увеличением содержания пигмента антоциана в клеточном соке. Пожелтение листьев длится 2—3 недели и заканчивается примерно в октябре. За это время из листа оттекают в ствол и ветви крахмал, сахар, а также азот, фосфор, калий (хотя и не полностью). На скорость и интенсивность окраски листьев влияет режим погоды. Чередование холодных осенних ночей с ясными солнечными днями способствует наиболее красивой окраске листьев.

Опадение листа вызывается образованием особого отделительного слоя. Он образуется в основании черешка близ места прикрепления его к стеблю (рис. 92). Бывает, что отделительный слой закладывается вместе с образованием листа, но чаще он появляется незадолго перед началом листопада в виде одного слоя клеток, которые затем делятся и образуют два или несколько слоев.

Клетки отделительного слоя тонкостенные, с целлюлозными оболочками. Перед опадением листа они подвергаются естественной мацерации (разъединяются), так что достаточно даже слабого ветра, чтобы черешок обломился. образо-

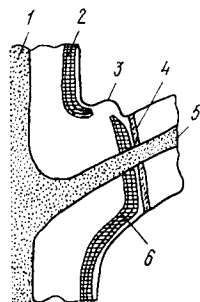


Рис. 92. Продольный разрез через основание черешка листа перед листопадом:

1 — проводящая ткань стебля; 2 — пробка стебля; 3 — почка в пазухе листа; 4 — отделительный слой; 5 — проводящая ткань листа (главная жилка); 6 — пробка при основании черешка (по Л. И. Курсанову, 1966)

вавшаяся ранка на месте прикрепления листа затягивается образующейся пробкой (см. рис. 92).

Иглы хвойных тоже опадают, но постепенно, с заменой их новыми, поэтому деревья остаются вечнозелеными. У сосны хвоя опадает больше в сентябре и меньше в октябре и ноябре. У ели хвоя опадает в течение всего года, но в основном в мае. Срок жизни хвои зависит от вида дерева и от внешних условий. У сосны хвоя живет 2—4 года, у ели 4—5 лет и более.

Опадающие листья и хвоя, а также мелкие ветви, плоды, семена, остаток цветков, почек, коры, трупы насекомых и пр. образуют как уже отмечалось, своеобразный верхний слой лесной почвы — лесную подстилку, покрывающую поверхность почвы слоем различной мощности. Лесная подстилка содержит большое количество азота, фосфора, калия, кальция, магния и др. Подстилка является одним из главных источников минерального питания древесных пород. Поэтому в ней распределяется основная масса мелких корней деревьев. Накопление подстилки зависит не только от количества опада, но и от деятельности организмов, разлагающих подстилку, — насекомых, бактерий и грибов.

Мощность слоя лесной подстилки различна. В сосняках Московской области она составляет от 72 до 103 тонн на гектаре.

Деревья с густой листвой, более теневыносливые, дают больше подстилки, чем светолюбивые с редкой кроной. Основные породы можно по этому признаку распределить в убывающем порядке так: пихта, ель, бук, граб, липа, клен, лещина, сосна черная, ильмовые, дуб, ясень, осина, сосна, береза, лиственница.

Листья разных деревьев отличаются различной способностью к разложению и поэтому образуют различные типы лесной подстилки. Лиственные породы дают быстрее разлагающийся мягкий, или сладкий, перегной (гумус), богатый питательными веществами. Иглы хвойных образуют мощную плотную подстилку. Она разлагается гораздо медленнее и образует при этом кислый перегной худшего для питания деревьев качества. Появляющиеся всходы прорастающих семян очень часто «зависают» в мощном слое подстилки и погибают.

Характер подстилки и скорость ее разложения обуславливают не только различие в минеральном питании деревьев. Разложение и минерализация органического вещества подстилки сопровождается выделением углекислого газа, кислорода и аммиака. Углекислый газ, как мы знаем, является одним из исходных продуктов фотосинтеза. опыты показывают, что CO_2 выделяется с поверхности подстилки значительно интенсивнее, чем с поверхности почвы, лишенной ее. В степных условиях в годы, благоприятные для разложения подстилки, CO_2 выделяется с поверхности почвы в следующих количествах: в дубово-ясеневом насаждении 50 лет — 17,3; дубово-ясенево-акациевом — 10,5 и в чистом дубовом — 3,9 килограмма с гектара в час. Так что рост леса нередко оказывается в прямой зависимости от выделения CO_2 лесной подстилкой.

Влияние неблагоприятных условий на рост дерева

На огромной территории нашей страны в течение года дерево подвергается самым различным внешним воздействиям, в том числе крайне неблагоприятным для него. Зимой — это суровые морозы, весной и летом — засуха. Чтобы выжить, дерево должно быть приспособлено к таким крайним условиям существования, т. е. обладать в одном случае морозостойкостью, в другом — засухоустойчивостью.

В чем же вред действия морозов и засухи на рост и развитие дерева и какова физиологическая сущность приспособления древесных растений к перенесению этих неблагоприятных воздействий?

Морозостойкость

Долгое время считали причину гибели растений от мороза в том, что происходит разрыв клеток замерзающей внутри них водой. Лишь Н. А. Максимова (1958) удалось доказать ошибочность такого мнения и впервые установить истинные причины гибели растений от мороза. Оказалось, что стенки клеток растений, «убитых морозом», остаются неповрежденными, и образование льда происходит не внутри клеток, а главным образом в межклетниках. Гибель растения определяется количеством образовавшегося льда. Если его образовалось немного, то после медленного оттаивания растение может оправиться. При значительном же количестве растущие кристаллы льда, отсасывая воду, сильно обезвоживают цитоплазму и одновременно оказывают на нее механическое давление. Все это в конце-концов вызывает гибель цитоплазмы. Особенно опасным является образование льда внутри протопласта

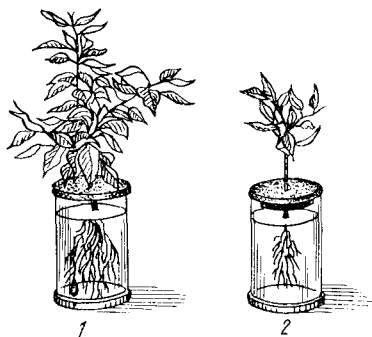


Рис. 93. Влияние температуры почвы (в данном примере воды) на рост и развитие лимона:

1 — температура почвы 33 градуса; 2 — температура почвы 15 градусов (по П. А. Генкелю, 1963)

клетки. При этом кристаллы льда подобно иглам пронизывают протопласт: происходит необратимое смещение тонких структур клетки, свертывание и гибель цитоплазмы.

Другая причина гибели растений от мороза состоит в том, что хлоропласты и митохондрии при низких температурах набухают. При этом нарушается их нормальная работа, т. е. расстраивается функция поставки энергии. Простые наблюдения в природе показывают, сколь неодинакова устойчивость различных растений к низким температурам. Лимон страдает даже при низких положительных температурах и особенно чутко реагирует на охлаждение почвы (рис. 93). Другие древесные растения легко переносят зимние морозы в 25—30 градусов. Мало того, при постепенном ступенчатом охлаждении ветки сосны, березы, смородины черной выдерживают температуру до —195 градусов и после острого оттаивания остаются живыми. Однако если хвою ели, переносящую зимние морозы до —50 градусов, подвергнуть охлаждению летом, то она погибнет уже при температуре —4—6 градусов. Такое явление можно объяснить только тем, что, очевидно, зимой и летом хвоя находится в двух различных состояниях: первое — морозостойчивое, второе — неморозостойчивое. Чем же характеризуется каждое из этих состояний и какие явления и процессы обуславливают переход из одного состояния в другое?

Прежде всего повышению морозоустойчивости предшествует накопление в растении определенных веществ, называемых защитными, а именно сахаров и ряда солей. Так, клетки листьев капусты в крепких (двухмолярных) растворах выдерживают шестичасовое промораживание при -22 градусах, тогда как при замерзании в воде они гибнут. При понижении температуры крахмал в клубнях картофеля начинает переходить в сахар, что представляет собой явную приспособительную реакцию для перенесения низких температур. В клетках древесных растений крахмал также переходит осенью в сахар, масла (у березы, липы, хвойных), причем чем ниже температура, тем больше накапливается сахара и меньше становится крахмала, и наоборот. Все эти реакции и процессы составляют процесс закаливания растений, приспособления к низким температурам. Он начинается уже с осени. Сигналом для начала процесса закаливания служит изменение внешних условий: уменьшение длины дня и снижение температуры. Естественно, что растения северных широт приобретают при этом большую устойчивость, чем средних и тем более южных широт. Однако для прохождения процесса закаливания должны быть вполне определенные внешние условия осенью. Поэтому в отдельные годы некоторые даже морозоустойчивые виды повреждаются уже слабыми морозами, так как осень оказалась неблагоприятной для их закаливания.

По мнению И. И. Туманова (1955), процесс закаливания древесных растений проходит две фазы. Первая фаза начинается осенью. Ей способствуют ясные солнечные дни с невысокими положительными температурами. При этом у растений происходит сравнительно интенсивный фотосинтез, тогда как дыхание (сильно зависящее от температуры) оказывается ослабленным. Это способствует накоплению в растении крахмала, который затем переходит в сахара, имеющие защитное значение против низких температур и, кроме того, представляющие собой запасной питательный и энергетический материал, необходимый для перезимовки. Пройдя первую фазу закаливания, растения могут выносить температуры не ниже $-10-12$ градусов. Большая устойчивость к низким температурам приобретает при прохождении второй фазы закаливания, наступающей после понижения температуры воздуха до $-2-5$ градусов. При этом происходят физико-химические процессы, вызывающие значительное обезвоживание клеток. Даже озимые злаки после прохождения второй фазы закаливания способны переносить температуру $-20-25$ градусов. У древесных же процесс закаливания продолжается в течение всей зимы и морозоустойчивость в самые холодные месяцы (декабрь — февраль) непрерывно возрастает.

К весне, начиная примерно с марта, морозоустойчивость начинает, наоборот, падать и с началом вегетационного периода полностью утрачивается, происходит как бы процесс, обратный закаливанию.

Большое значение для процесса закаливания имеет прекращение ростовых процессов и впадение растения в состояние покоя. Мы уже указывали на вымерзание акании белой из-за несвоевременной остановки роста и отсутствия состояния покоя. Искусственно предоставленный этой породе короткий день вызвал более раннее созревание древесины, образование мощного слоя пробки, своевременную остановку роста и впадение в состояние покоя. Все это необходимо для закаливания.

Особенно тесная связь существует между морозоустойчивостью и состоянием покоя. Наименьшей морозоустойчивостью дерево обладает в период активного роста и наибольшей — в состоянии покоя, причем чем глубже покой, тем выше морозоустойчивость. Особенно высока морозоустойчивость в период зимнего покоя. В это время значительно снижается обмен веществ, изменяется его направленность, происходят глубокие изменения протопласта и запасных веществ, останавливается видимый рост. Среди всех растений деревья и кустарники имеют наиболее глубокий покой. Какие же процессы происходят в это время в клетках дерева? Прежде всего в осенне-зимний период идет распад крахмала и накопление жиров и сахаров, причем у более морозоустойчивых деревьев накапливается больше жиров, а у менее устойчивых — сахаров. Установлена зависимость между глубиной покоя и характером превращения запасных веществ. В клетках дуба, имеющего неглубокий покой, в жиры переходит лишь незначительная часть крахмала, у липы же, имеющей очень глубокий покой, в жиры превращается большая часть крахмала. Во время зимнего покоя во много раз снижается интенсивность обмена веществ. Дыхание у ряда древесных пород зимой в 200—400 раз слабее, чем в остальное время года, а фотосинтез хвои сосны зимой часто вообще отсутствует.

Наибольшие изменения при переходе дерева в состояние покоя осуществляются в протопласте, когда происходит открытое П. А. Генкелем (1962) явление обособления протоплазмы. Оно происходит осенью при снижении температуры до -3 — -5 градусов после прохождения первой фазы закаливания и, по-видимому, представляет собою составную часть второй фазы. Уже известные нам цитоплазматические нити — плазмодесмы, соединяющие живое содержимое соседних клеток, разобщаются и втягиваются внутрь клеток. Цитоплазма отходит от стенок и обособляется, покрываясь сплошным жироподобным слоем, часто содержащим примесь дубильных веществ. Процесс обособления цитоплазмы резко повышает морозоустойчивость дерева.

Как мы уже указывали, повреждающее действие мороза на цитоплазму состоит в том, что образующиеся в межклетниках кристаллы льда сильно обезвоживают цитоплазму и оказывают на нее механическое давление. При обособлении кристаллы льда уже не могут давить на цитоплазму, так как она отошла от оболочки. Быстро распространяющийся через плазмодесмы по всем

тканям губительный процесс кристаллизации воды прерывается из-за удаления (втягивания внутрь клеток) путей распространения кристаллизации — плазмодесм.

Обособление протоплазмы — очень сложный процесс. Он не ограничивается лишь втягиванием плазмодесм и отхождением цитоплазмы от стенок клеток. Происходят также сложнейшие физико-химические и биохимические изменения в цитоплазме, теряется часть свободной воды, значительное количество ее переходит в связанное состояние, увеличивается вязкость цитоплазмы и количество белково-липидных соединений, уменьшается интенсивность обмена веществ.

Прямая зависимость морозоустойчивости от обособления протоплазмы была доказана П. А. Генкем (1962) и О. А. Ситниковой на 13 древесных породах. Срезы веток в состоянии покоя и выведенные из него замораживали в течение 20 минут, а затем оттаивали, помещали в крепкий раствор сахарозы, чтобы вызвать плазмолиз и в срезах подсчитывали число оставшихся в живых клеток, в которых произошел плазмолиз. При этом клетки в состоянии покоя оставались живыми, а вышедшие из него погибали.

Зимостойкость

Зимой древесное растение может погибнуть не только от мороза, но и от других неблагоприятных условий. Поэтому зимостойкость — понятие более широкое, и морозоустойчивость входит в него лишь как одно из важнейших условий перезимовки. Основные опасности (помимо морозов), которые подстерегают растения зимой (гибель под ледяной коркой, выпревание, вымокание и выпирание), изучены больше для сельскохозяйственных растений, но они, конечно, могут иметь значение и для древесных, по крайней мере в молодом возрасте.

Образовавшаяся ледяная корка вызывает вымерзание, так как оказывает давление льда на растение, и обычно гибель под ледяной коркой наступает раньше, чем при обычном вымерзании. Выпревание наблюдается в районах с большим снеговым покровом, если он образует слой 50—100 сантиметров и лежит не менее 2—3 месяцев. Растения могут оттаять, их дыхание может усилиться и как следствие этого наступает истощение углеводами (ввиду отсутствия фотосинтеза) под толстым слоем снега. Такие ослабленные растения легко побиваются весной поздними заморозками, снежной плесенью (заболевание, вызванное грибом) и др. Вымокание вызывается слоем воды, долго стоящим на поверхности почвы. Растения при этом гибнут от недостатка кислорода и отравления образующимся при бескислородном (анаэробном) дыхании спиртом. Выпирание растений происходит при образовании в почве слоя льда. Разрастаясь в толщину, этот слой приподни-

мают лежащую выше него почву вместе с находящимися в ней растениями, обрывая их корни.

Для деревьев особенно опасны поздние весенние заморозки. В этот период они оказываются совершенно беззащитными против них, так как уже вышли из состояния покоя и утратили свою нечувствительность к низким температурам. Даже слабые заморозки могут повредить древесные растения или вызвать их гибель. Особенно чувствительны деревья к низким температурам после возобновления у них ростовых процессов. Для предохранения древесных растений от внезапных весенних заморозков пользуются широко известным приемом — дымлением. В средней полосе очень важно бывает задержать раннее цветение деревьев весной, чтобы их не захватили поздние заморозки. Для этого замедляют таяние снега под деревьями, уплотняя его или прикрывая слоем навоза. Задержка распускания цветочных почек на 5—7 дней часто оказывается очень важной для дальнейшего развития растений.

Засухоустойчивость

Засуха приносит вред как травянистым, так и древесным растениям. Одно из коварных свойств засухи — ее внезапность. Что же такое засуха?

Засухой называют определенный режим погоды с длительным отсутствием осадков, повышенной температурой и низкой относительной влажностью воздуха. Засуха бывает двух типов: атмосферная и почвенная. Обычно засуха начинается как атмосферная и затем переходит в почвенную. В свою очередь атмосферная засуха может быть и при отсутствии почвенной, если она проявляется в виде суховея — сильного горячего юго-восточного ветра. Суховеи опасны для растений даже в тех случаях, когда в почве еще имеется достаточное количество воды. Иногда атмосферная засуха сопровождается мглой («сухим туманом»), особенно опасным для растений. При этом в воздухе носится бесчисленное количество раскаленных мельчайших частиц песка, попадающих на листья растений и вызывающих ожоги (запал). Спасаясь от перегрева во время атмосферной засухи, растения усиливают транспирацию, широко открывая устья, которые закрыться уже не могут (процесс становится необратимым), и растения засыхают на корню, оставаясь зелеными (захват). Атмосферная засуха бывает нередко весной, когда почва еще не насыщена талыми водами. Еще опаснее почвенная засуха, наступающая в середине или конце лета, когда запасы влаги уже исчерпаны, а летних осадков недостаточно. При этом растение не может взять влагу из пересохшей почвы и впадает поэтому в состояние длительного завядания или даже погибает.

Как видим, засуха влияет на растение двояко: повышает температуру тела растения (перегрев) и вызывает большую потерю воды (водный дефицит или завядание). Отсюда и засухоустойчивость растения представляет собой способность выносить, во-первых, перегрев, и, во-вторых, обезвоживание.

Засухоустойчивым считается растение, способное в процессе своего развития приспосабливаться к действию засухи без большого ущерба для себя и своего потомства. По степени засухоустойчивости все растения можно разбить на три группы: 1) гигрофиты — обитатели зоны влажных тропических и субтропических лесов, где растения не испытывают недостатка во влаге и поэтому не обладают засухоустойчивостью; 2) ксерофиты — растущие в пустынях, полупустынях и сухих степях, обладающие наиболь-

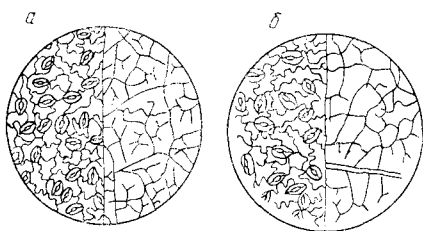


Рис. 94. Слева лист подсолнечника, завядшего 13 раз, направо контрольный лист (по Л. А. Иванову, 1936)

шей засухоустойчивостью; 3) мезофиты — занимающие промежуточное положение между первыми двумя группами.

Что же такое засухоустойчивость растений и какова ее физиологическая сущность?

Прежде всего следует сказать, что единой физиологической особенностью, лежащей в основе засухоустойчивости всех ксерофитов, нет. Различные растения приспосабливаются к перенесению засухи по-разному. Каждое растение в известной мере само создает засухоустойчивость под влиянием внешних условий существования. Это было доказано опытами И. И. Туманова (1926). Он выращивал в вегетационных сосудах растения. Одни из них (контроль) поливали систематически, другие доводили до завядания, временно прекращая полив. Оказалось, что листья опытных растений, подвергавшихся завяданию, и контрольных существенно отличались по своему анатомическому строению. Следовательно, строение транспирирующих органов определяется внешними условиями, в которых они развиваются (рис. 94). Даже беглого взгляда достаточно, чтобы заметить различия в анатомическом строении листьев с контрольного и опытного растений. Кожица (эпидермис) листа растения, подвергавшегося завяданию, имеет более мелкие клетки и содержит больше устьиц, более густую сеть жилок на единицу поверхности, чем лист контрольного растения. Такие особенности строения листа, свойственные засухоустойчивым видам, ксерофитам, были названы ксероморфными.

Различия по ксероморфным признакам можно обнаружить даже на листьях одного и того же растения, в особенности такого, как древесное. Оказалось, что листья, расположенные на разной высоте у древесных и даже у травянистых растений, имеют не-

одинаковое строение. Объясняется это различиями в условиях водоснабжения листьев разных ярусов. Чем выше расположен лист, тем труднее он получает воду по сравнению с листьями, расположенными ниже. Поэтому верхние листья приобретают типичное ксероморфное строение, подобно тому, как это было с листьями в опытах И. И. Туманова (1955) с искусственным завяданием растений. Подобная закономерность в анатомическом строении листьев разных ярусов растения была открыта русским ученым В. Р. Заленским и названа законом Заленского, который заключается в том, что чем выше сидит лист на стебле, тем в большей степени в нем проявляются по сравнению с нижележащими листьями следующие признаки: 1) более густая сеть жилок на единицу поверхности листа; 2) мельче клетки; 3) меньше размеры устьиц; 4) больше число устьиц на единицу поверхности листа; 5) сильнее развита столбчатая паренхима; 6) менее выражена губчатая паренхима. Таким образом, закон Заленского дает полную характеристику признаков ксероморфного строения листа (ксероморфизма).

Какими же физиологическими особенностями обладают засухоустойчивые растения (ксерофиты)? Исследования Н. А. Максимова (1958) показали, что устойчивость растений к засухе чаще всего связана с устойчивостью к значительному и длительному обезвоживанию. Таким образом, ксерофиты отличаются не умением защитить себя от значительных потерь воды, а лишь способностью переносить последствия этих потерь.

У растений существуют самые различные приспособления для перенесения засухи: глубокая корневая система, мощная кутикула, предохраняющая от потерь воды; превращение основных испаряющих органов — листьев — в колючки и др. Но все они не всегда являются универсальными, и главным шансом выживания растений остается способность их цитоплазмы выдерживать обезвоживание. Главные показатели засухоустойчивости у сельскохозяйственных и древесных растений различны. У первых, прежде всего у хлебных злаков, — это способность сохранить или хотя бы незначительно снизить урожай в условиях засухи. Именно на выведение сортов злаков с подобными свойствами и направлены сейчас все усилия ученых. У древесных растений урожай складывается в течение многих лет из суммы ежегодных приростов. Каждая засуха снижает годичный прирост, а значит, и урожай, но это для древесных растений не является решающим. Главное для них — выжить в условиях засухи. Задача эта чрезвычайно трудная. Даже в средней полосе засухи — не такая уж редкость, и дерево за свою многолетнюю жизнь должно быть способным переносить засуху многократно. Если же взять наши сухие степи, то там древесные растения растут в условиях практически вечной засухи. Поэтому сам факт существования леса в степи является чудом, и многолетние лесные массивы (Велико-Анадольский лес, Бузулукский бор и др.) являются классическими образцами, верши-

ной лесоводческого искусства. Главный прием при создании лесных массивов — накопление влаги всеми доступными средствами и методами. Создание «колыбели степного лесоразведения» — Велико-Анадольского лесного массива было начато в 1843 году В. Е. Граффом. Предварительно в течение 2 лет почва выдерживалась под черным паром для накопления влаги. Сажали 5—6-летние деревья ясеня обыкновенного, клена остролистного и полевого и др. За посадками в течение 10—11 лет вели уход: рыхлили почву (так называемый «сухой полив», способствующий сохранению и накоплению влаги) и удаляли сорняки до 36 раз.

Среди древесных также есть гигрофиты, мезофиты и ксерофиты. В. Ф. Купевич изучал содержание воды в листьях у двух видов кустарников — кизильника (мезофит) и каркаса (ксерофит) в различных условиях увлажнения: у ручья и на возвышенности (на богаре). Оказалось, что основное различие между этими видами кустарников заключается в характере реакции их тканей на изменение условий водоснабжения. При ухудшении его (на богаре) содержание воды в тканях ксерофита не изменилось, тогда как у мезофита оно снизилось на 40 процентов. При хорошем же увлажнении (у ручья) оводненность тканей мезофита была даже в 1,5—2 раза выше, чем у ксерофита. Выходит, что причина низкой засухоустойчивости кизильника (мезофита) состоит в пониженной способности его добывать воду и сохранять достаточный уровень оводненности тканей при ухудшении условий водоснабжения.

Одним из засухоустойчивых среди древесных растений является дуб, по праву считающийся главной породой полезащитного лесоразведения. Он имеет мощную корневую систему. Уже в течение первого года жизни корни его уходят в глубь почвы на 1—1,5 метра и сильно ветвятся. Листья дуба имеют типичное ксероморфное строение: густую сеть жилок, мощную кутикулу, большое количество мелких устьиц. Они слабо испаряют воду, но зато выносят значительное обезвоживание. Сильно развитые механические ткани (жилки) являются своеобразным скелетом листьев и поэтому они не завядают даже при существенной потере воды.

К засухоустойчивым породам среди хвойных относится сосна, имеющая мощную корневую систему и хвою, слабо испаряющую воду за счет толстой кутикулы и устьиц, погруженных в углубления, выстланные зернышками воска. Кроме мощной корневой системы, засухоустойчивым породам свойственна меньшая поверхность листьев, которые к тому же часто сбрасываются во время засухи, как это происходит у гледичии, акаций белой и желтой. Лохи серебристый, узколистый и некоторые другие породы имеют повышенную засухоустойчивость благодаря обильно опушенным листьям. Тамарикс и саксаул уменьшают водоотдачу за счет превращения листьев в бугорки или чешуйки. Функцию ассимиляции выполняют при этом слабее испаряющие стебли.

Засухоустойчивыми древесными породами являются гледичия, клен татарский, шелковица, бирючина, аморфа, абрикос, скумпия, айлант и др. Все они обладают ксероморфной структурой листьев, глубокой или сильно разветвленной корневой системой. В целом же засухоустойчивость этих пород обусловлена целым рядом физиологических и анатомо-морфологических признаков, специфичных для каждого вида.

Большую роль в повышении засухоустойчивости древесных растений играют удобрения, особенно калий и фосфор. При этом растение намного продуктивнее расходует воду. И все же самым надежным способом борьбы с засухой является орошение. Сейчас разрабатываются новые способы, как например импульсное (прерывистое) дождевание с помощью специальных автоматов, работающих по заданной программе. По данным Г. В. Лебедева (1969), применение такой установки в Грузии повысило вдвое урожай чайного листа без увеличения расхода воды.

Газоустойчивость дерева

Промышленная деятельность человека ведет к выбрасыванию в воздух различных твердых, жидких и газообразных веществ (пыли, дыма, газов), ядовитых как для человека, так и для растений, в том числе и древесных. В городах Японии, США и других капиталистических стран воздух уже сейчас настолько загрязнен, что все чаще бывают случаи массового отравления людей. Для растений этот фактор особенно опасен тем, что нарушает нормальную жизнедеятельность, против чего все защитные приспособления являются малоэффективными.

Из всех растений особенно чувствительными на малейшее загрязнение воздуха оказались лишайники. Даже совершенно ничтожная примесь в воздухе ядовитых веществ, незаметная для всех других растений, оказывается губительной для лишайников, и они вымирают. Так что лишайники вполне можно назвать индикаторами чистоты воздуха. В подмосковных лесах, например, лишайников несравнимо меньше, чем в соседней Калининской области. Лишайник настолько неприхотлив ко всем остальным условиям среды, что говорить о решающем влиянии какого-либо из них (кроме чистоты воздуха) на расстоянии 100 километров не приходится. Здесь все дело именно в различной чистоте воздуха.

В атмосферном воздухе содержится пыль разного происхождения: вулканического, морского, растительного, от лесных пожаров, эрозии почвы, уличного движения и сжигания топлива промышленными предприятиями, а также органическая (мелкие семена, пыльца, споры, водоросли, грибы). Пыль есть всюду, где нет растительности, особенно много ее в пустынях и полупустынях. Если пыли мало, она почти не оказывает влияния на растения, но при

ее значительном количестве, например во время «черных» (пыльных) бурь, она может наносить механические повреждения растениям и заносить их. Сажа во время летней жары мешает росту хвойных в больших городах. Растворимые вещества пыли, поглощенные корнями, повреждают хлорофилл или даже вызывают гибель растений. Гладкие с глянцем листья тополя и осины задерживают пыли в 6, а у дуба — в 2 раза меньше, чем шероховатые листья вяза.

Кроме пыли, в воздухе содержится много газов и дыма от извержения вулканов, гниения органических остатков, сжигания топлива и различных выбросов промышленных предприятий. Это окись углерода (CO), углекислый газ (CO₂), сернистый газ (SO₂) и сернистый ангидрид (SO₃). Менее распространены хлор (Cl) и хлористый водород (HCl), фтор (F₂) и фтористый водород (HF), окислы азота (NO, NO₂, NO₃), аммиак (NH₃) и сероводород (H₂S). Особенно опасен для древесных растений сернистый газ SO₂. При его содержании в 260 миллиграммов в 1 кубометре воздуха хвойные деревья гибнут за несколько часов, при 5,2—26,0 мг/м³ происходит острое повреждение хвойных и лиственных и даже при 1,82—5,2 мг/м³ заметно снижается прирост деревьев. От сильного воздействия газа на 9 дней задерживается распускание почек и на 36 дней — разворачивание листьев, а общая продолжительность вегетационного периода сокращается до 20—40 дней. Хвойные породы повреждаются сильнее, чем лиственные, а из них наиболее устойчивы к газам и пыли дуб черешчатый и береза бородавчатая. На богатых почвах все породы меньше страдают от газов и дыма, чем на бедных.

Вредные газы и дым повреждают прежде всего мякоть листьев, отчего они буреют и отмирают. Поэтому вредное действие газов возрастает в период, когда идет фотосинтез. Зимой с прекращением фотосинтеза хвойные породы выносят без вреда такие концентрации, от которых летом они гибнут. Сеянцы повреждаются газами больше, чем взрослые растения.

Существует два вида поражения растений газами: острое и хроническое. При остром поражении на листьях появляются сначала мелкие пятна, затем лист буреет или обесцвечивается и опадает, при хроническом вредные вещества накапливаются постепенно, но в конце-концов лист все равно опадает.

Повышенную устойчивость к газам и дыму имеют деревья с кожистыми листьями, меньшим объемом воздушных полостей в мякоти листа, ослабленным фотосинтезом и дыханием, способностью быстро восстанавливать листву вместо опавшей. Наиболее чувствительны к газам и дыму ель обыкновенная, пихты дугласия, белая, липа мелколистная, ясень обыкновенный, клен остролистный. Более устойчивы сосны веймутова, черная, тополь канадский, ива, самшит, клен серебристый, гледичия, груша обыкновенная, сирень, розы и др. Но, конечно, главным условием для успешного роста древесных (как и других растений) является борьба за чи-

стоту воздуха, недопущение выброса в атмосферу вредных твердых, жидких и газообразных веществ. Недаром сейчас так остро ставится во всем мире вопрос об охране природы, где на первом месте — борьба за чистоту воздуха.

Заключение

В книге коротко, в самых общих чертах рассказано о жизни дерева. Если же говорить более подробно, то все это происходит гораздо сложнее. Всякое растение — единый целостный организм, в котором все процессы взаимосвязаны, с одной стороны, друг с другом, с другой — с окружающей внешней средой: светом, теплом, влагой, почвой, воздухом и пр. Мы же пока изучаем каждый процесс (фотосинтез, дыхание и др.) отдельно, без учета их взаимодействия и влияния друг на друга, что, конечно, условно и не отражает полностью того, что есть на самом деле. Такой подход вынужденный. Прежде чем воссоздать жизнь растения в целом, как единого организма, надо изучить подробно каждый из составляющих ее процессов. Сделать это трудно, поскольку каждый процесс сам по себе очень сложен. Возьмем для примера один лишь фотосинтез. Для изучения этого процесса предназначен Институт фотосинтеза Академии наук СССР.

Не менее сложным является изучение влияния внешних условий на растение. В природе все они действуют на любое растение, в том числе и на дерево одновременно. Мы пока не можем отделить эти внешние условия друг от друга и поэтому не знаем, где же кончается действие одного из них и начинается действие другого и какой именно из этих факторов является решающим в данный период развития растения. Сейчас в этом деле в какой-то степени помогают камеры искусственного климата (фитотроны). Они представляют собою герметические камеры различного объема, где можно изучать действие отдельного внешнего условия на растение, так как все остальные внешние факторы остаются при этом строго постоянными и не «мешают» изучать тот, который избран. Например, можно изучать действие меняющихся температур на рост и развитие дерева при постоянном освещении и влажности. При этом можно даже действовать меняющейся температурой только на надземную часть дерева или только на корневую систему и т. д.

Кроме фитотронов, имеющих в общем-то ограниченное применение, для таких же целей в настоящее время строятся огромные оранжереи с полностью управляемым климатом — климатроны. Один такой климатрон построен видным ученым Ф. Вентом (1972) в Миссурийском ботаническом саду в Сент-Луисе. В нем находится 1500 видов растений из самых различных районов Земли: от влажных джунглей Амазонки до засушливых тропиков Индии.

Все растения получают здесь климат своей родины. Для этого имеются две мощные вентиляционные системы, управляемые специальной вычислительной машиной по заданной программе, которые всасывают или удаляют воздух, в зависимости от условий погоды снаружи климатрона. Особые опрыскиватели в виде очень мелких капель поддерживают нужную влажность воздуха.

Что могут дать опыты в фитотронах и климатронах? Тот же Ф. Вент, выращивая томаты при постоянных внешних условиях и меняя поочередно лишь одно из них, установил, например, что главным фактором роста томатов является ночная температура. Если ночью она поднимается выше 24 или спускается ниже 16 градусов, то плоды вообще не завязываются. Ночная температура оказалась решающей и для урожая картофеля. Клубни образуются лучше всего при температуре ночью около 12 градусов. Именно поэтому жаркое лето, как правило, снижает урожай картофеля. Крупный климатрон строится в Москве в Главном ботаническом саду Академии наук СССР, где будут представлены растения всех стран мира. Только представители тропической и субтропической зон займут площадь в целый гектар. Среди других растений здесь будет представлено много древесных.

Конечно, очень важно и очень нужно изучать жизнь растений, но не менее важно сохранять и приумножать их. Дело это вполне доступное каждому. Было бы только желание. К великому сожалению, еще далеко не всегда и не у всех бывает такое желание. Сколько погибло леса от пожаров только в 1972 году! Конечно, частично причина тут в крайней засушливости лета этого года. Но именно только частично. Сухая погода лишь способствует загоранию и распространению пожара, но сам собой лес не загорается. Причина пожаров в большинстве случаев — неосторожное обращение человека с огнем: непогашенные костры, брошенные окурки и спички, бывают даже случаи умышленных поджогов. И горят ежегодно леса на больших площадях главным образом по вине человека. А сколько гибнет отдельных деревьев, целых аллей, рощ, садов и парков в городах под ножами бульдозеров и другой техники возле строительных площадок! Гибнет нелепо, неоправданно, только потому, что кто-то не подумал вовремя над тем, как сохранить деревья. Все это — результат неосознанности, невоспитанности, неуважения к лесу и к природе в целом. Как с этим бороться?

Общезвестно, что уважение и любовь к зеленым насаждениям, к каждому дереву, каждому зеленому растению, а вместе с тем и к труду легче всего привить с детства, с первого класса школы, как это делается например в знаменитой Павлышской школе (Кировоградской области), которой четверть века руководил известный педагог В. А. Сухомлинский. В этой школе у школьников уже с четвертого класса учебный год начинается праздником Первого хлеба. Весной они сами сеют пшеницу на пришкольном опытном участке, ухаживают за зелеными всходами.

обмолочивают колосья и мелют зерно. К началу учебного года с помощью матерей, бабушек и сестер пекут вкусные пироги и большие караваи хлеба. В школьном саду вызревают яблоки, груши, сливы, виноград. Особенно поучительно, что всем этим десятиклассники, скоро покидающие школу, щедро одаривают первоклассников, как бы передавая этим добрую эстафету любви к растению, к труду. Вряд ли ученик из такой школы способен сломать деревце или даже позволить это сделать другому.

Очень нужны создающиеся сейчас школьные лесничества. Такие из них, как Белогривское, Слоутское и Перекоповское на Украине, уже успели завоевать добрую славу. За немногие годы существования школьных лесничеств их члены на Украине посадили 623 гектара леса, заложили 25 гектаров питомников, 19 гектаров парков и скверов, озеленили 175 километров дорог, создали 40 километров защитных лесных полос, собрали и сдали государству более 36 тонн семян деревьев и кустарников, 18 тонн грибов, 4,5 тонны ягод, 60 тонн лекарственных растений, расселили 480 муравейников, изготовили и развесили свыше 25 тысяч скворечников, дуплянок, кормушек и сделали многое другое.

Но главное в том, сколько школьников при проведении этой большой работы успели приобщиться к благородному труду на лесной ниве и по-настоящему полюбили лес. Не случайно многие члены школьных лесничеств после окончания школы уже не могут расстаться с лесом и бросить начатое ими большое дело, а поэтому остаются работать в лесном хозяйстве. Ведь школьное лесничество — это природная зеленая лаборатория, где ребята впервые учатся основам опытного дела, где им на всю жизнь прививается любовь к родной природе.

Все это касается не только сельской местности. Школьники могут взять шефство над лесопарками, парками, скверами, рощами, аллеями, всеми зелеными насаждениями улиц и дворов в городах. И уж совсем простое и вместе с тем очень важное дело, доступное каждой школе, — создать кабинет, а если нет — уголок леса. Можно, например, дооборудовать кабинет биологии. Оформляют кабинет или уголок леса по-разному в зависимости от условий и возможностей, но обязательно это надо делать со вкусом, с любовью. Здесь можно повесить портреты крупных ученых, обогативших лесную науку, — Г. Ф. Морозова, М. К. Турского, В. Н. Сукачева, К. А. Тимирязева, а также репродукции картин И. Шишкина, И. Левитана и др. Сами школьники могут оформить красочные стенды на различные темы: «Породы деревьев», «Что дает человеку лес», «Звери нашего леса» и многие другие. В некоторых кабинетах леса есть стеллажи, шкафы или полки, где собраны затейливые фигурки людей, птиц и животных, изготовленные самими учащимися из шишек, желудей, коряг, корней. А какое удовольствие послушать голоса птиц, записанные на пластинку! Многие способны придумать сами ребята, надо лишь дать толчок пытливному детскому уму.

Хороший кабинет леса охотно посещают не только сами школьники, но и взрослые. Здесь можно прослушать интересную беседу, посмотреть кинофильм или диафильм о жизни леса, встретиться с настоящими природолюбями, работниками лесничеств и лесхозов. При хорошей организации и постановке дела кабинет леса может стать настоящим центром работы школы и села или рабочего поселка по охране природы. Но при этом нужно всегда помнить, что даже самый богатый кабинет леса со всеми его коллекциями, фильмами и наглядными пособиями никогда не заменит живой природы, непосредственного общения детей с лесом и его обитателями. Чтобы познать и полюбить лес, надо дышать его воздухом, слышать его звуки, видеть его неповторимую красоту. Поэтому огромное воспитательное и познавательное значение имеют экскурсии и туристические походы в природу, в лес. Темы и формы экскурсий могут быть различными. Главное — предоставить ребятам побольше самостоятельности. Чем старше и подготовленнее класс, тем больше места отводится самостоятельной работе. Руководитель лишь направляет общий ход экскурсии. При этом сами учащиеся под руководством преподавателя должны показывать пример бережного, хозяйского отношения к лесу и к природе в целом.

На базе школьных лесничеств, а где их нет — из школьников и местной молодежи надо создавать и организовывать группы «Зеленый патруль», комсомольские дружины по охране природы. Все они должны быть связаны с районным Обществом охраны природы и местными органами власти, чтобы в итоге создать общий единый фронт борьбы за сохранение и приумножение природы нашей Родины.

Список литературы

- Александров В. Г. Анатомия растений. М., «Высшая школа», 1966. 431 с.
- Бельгард А. Л. Степное лесоведение. М., «Лесная промышленность», 1971. 323 с.
- Богданов П. Л. Ботаника. М.—Л., Гослесбумиздат, 1961, 392 с.
- Ботаника. Т. I. М., «Просвещение», 1966, 423 с. Авт.: Курсанов А. И., Комарницкий Н. А., Раздорский В. Ф., Уранов А. А.
- Бюссен М. Стресс и жизнь наших лесных деревьев. М.—Л., Гослесбумиздат, 1961, 424 с.
- Вихров В. Е. Диагностические признаки древесины. М., Изд-во АН СССР 1959. 132 с.
- Винчестер А. Основы современной биологии. Пер. с англ. М., «Мир», 1967. 328 с.
- Власов А. А. Исследования по микоризе.— «Труды комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения», Изд-во АН СССР. 1952, Т. 2, вып. 2, с. 68—106.
- Ван Ша-Шэн. Скорость восходящего тока у древесных пород.— «Доклады Академии наук СССР», т. 156, № 3, 1964, с. 706.
- Вент Ф. В мире растений. М., «Мир», 1972. 190 с.
- Генкель П. А. Физиология растений с основами микробиологии. М., Учпедгиз, 1962, 517 с.
- Жилкин Б. Д. Биологическая мелиорация сосновых, еловых и дубовых молодняков культурой многолетнего люпина. Минск, 1967. 8 с.
- Зорина Т. Г. Школьникам о лесе. М., изд-во «Лесная промышленность». 1971. 220 с.
- Иванов Л. А. Физиология растений. М.—Л., Гослестехиздат, 1936. 386 с.
- Исаин В. Н., Юрцев В. Н. Ботаника. М., «Колос», 1966, 520 с.
- Киселева Н. С. Анатомия и морфология растений. Минск, 1971. 318 с.
- Колесников В. А. Частное плодоводство. М., «Колос», 1973. 453 с.
- Крашенинников Ф. Н. Лекции по анатомии растений. М., Биомедизд. 1937. 435 с.
- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М., «Лесная промышленность». 1971. 216 с.
- Лебедев Г. В. Импульсное дождевание и водный обмен растений. М., «Наука», 1969. 234 с.
- Матвеева Г. В. Ботаника. М., изд-во «Лесная промышленность», 1968. 230 с.
- Максимов Н. А. Как живет растение. М., «Колос», 1966. 135 с.
- Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. М., Сельхозгиз, 1958. 540 с.
- Мальчевский В. П. Применение искусственного света для ускорения роста и развития сеянцев древесных.— «Труды института физиологии растений Академии наук СССР», 1946, т. 3, № 2, М., с. 3—45.
- Мошков Б. С. Фотопериодизм растений. М.—Л., Сельхозгиз, 1961. 308 с.

- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.—Л., Гослесбумиздат, 1949, 442 с.
- Навашин С. Г. Избранные труды. Т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951, 361 с.
- Никитин И. Н. Возрастная стадийность и методы ускорения роста дуба в первый период его жизни.—«Лес и степь», 1949, № 2, с. 16—26.
- Ничипорович А. А. Свтовое и углеродное питание растений (фотосинтез). М., Изд-во АН СССР, 1955, 284 с.
- Новиков В. А. Физиология растений. М., Сельхозгиз, 1961, 415 с.
- Работов Т. А. Вопросы фитоценологии на 10-м международном ботаническом конгрессе — «Бюллетень Московского общества испытателей природы, отд. биолог.» 1965, т. 70, вып. 2, с. 149—153.
- Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., «Советская наука», 1949, 524 с.
- Раскатов П. Б. Физиология растений с основами микробиологии. М., «Советская наука», 1958, 365 с.
- Рощина В. Д. Физиология растительной клетки. Воронеж, 1970, 97 с.
- Рубин Б. А. Курс физиологии растений. М., «Высшая школа», 1971, 660 с.
- Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., Изд-во АН СССР, 1963, 182 с.
- Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955, 512 с.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., Изд-во «Советская наука», 1952, 391 с.
- Смирнов В. В. Сезонный рост главнейших древесных пород. М., «Наука», 1964, 160 с.
- Столбин А. П. Школьные лесничества. М., «Просвещение», 1973, 207 с.
- Суворов В. В. Ботаника с основами геоботаники. М., «Колос», 1971, 591 с.
- Тимофеев В. П., Дылис Н. В. Лесоводство. М., Сельхозгиз, 1953, 551 с.
- Тимирязев К. А. Жизнь растения. М., 1905, 343 с.
- Туманов И. И. Причины гибели растений в холодное время года и меры их предупреждения. М., «Знание», 1955, 40 с.
- Туманов И. И. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 16, вып. 4, 1926 с.
- Хржановский В. Г. Основы ботаники. М., «Высшая школа», 1969, 575 с.
- Чайдахян М. Х. Факторы генеративного развития растений. М., «Наука», 1963, 55 с.
- Шемаханова Н. М. Изотопы в микробиологии.—«Труды конференции по применению меченых атомов в микробиологии». М., Изд-во АН СССР, 1955, с. 199—209.
- Якшина А. М. Дыхание, структура кроны и баланс органического вещества у дуба черешчатого в Подмоскowie. М., Изд-во МГУ, 1970, 27 с.
- Ingen-Housj. Experiments upon Vegetables Discovering their great power of Purifying the Common Air in Sunshine and Injuring it in the Shade and at Night Elmsly Payne. London, 1779.
- De Saussure N. Th. Recherches chimiques sur la vegetation Nyon, Paris, 1804
- Kurosawa E. Experimental studies on the secretion of Fusarium heterosporum on rice plants Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa, 1926, 16, pp. 213—227.
- Lyr H., Polster H., Fiedler H. J. Geholz Physiologie. Jena, 1967, 430 s.
- Polster H. (Lyr H., Polster H., Fiedler H. Geholz Physiologie. Jena, 1967, 430 s.
- Pristley. Phil. Trans. Soc. London, 1772, 62, p. 147.
- Strasburger E., Holl F., Schenk H., Schimper A. F. Lehrbuch der Botanik. Jena, 1907, 762 s.
- Senebier J. Memoires Physico-chimiques sur l'influence de la lumiere solaire pour modifier les étres de trois regents surtout ceux du regne vegetal 3 vols. Chirrol Geneve, 1782.

Содержание

Введение	3
Внешний вид дерева	7
Клеточное строение дерева	15
Строение клетки	16
Цитоплазма (протоплазма)	17
Рибосомы	19
Ядро	19
Пластиды	20
Митохондрии	22
Вакуоли и клеточный сок	22
Оболочка клетки	24
Образование и строение ствола дерева	30
Как растет и развивается дерево	43
Цветение дерева, образование плодов и семян	46
Как осуществляются основные физиологические процессы дерева	51
Водный режим дерева	51
Поглощение воды деревом (всасывание)	55
Транспирация и ее значение для растения	58
Передвижение воды внутри дерева	61
Воздушное питание дерева (фотосинтез)	66
Передвижение и превращение органических веществ в орга- нах дерева	79
Минеральное питание	85
Физиологическая роль отдельных элементов минерального питания	87
Поступление минеральных веществ в растение	89
Азотистое питание	91
Микориза	93

Дыхание дерева	96
Рост и развитие дерева	99
Влияние внешних условий на рост и развитие дерева	105
Период покоя дерева	107
Ростовые вещества — гормоны роста	109
Движения растений	113
Дерево и окружающая среда	122
Влияние неблагоприятных условий на рост дерева	124
Заключение	135
Список литературы	139

Александр Дмитриевич Тарабрин

КАК ЖИВЕТ ДЕРЕВО

Отв. редактор И. С. Михайловская
Редактор издательства Р. Н. Гущина
Технический редактор Г. Л. Карлова
Корректор А. И. Михайлова
Обложка художника В. И. Воробьева

Сдано в набор 2/IV-74 г. Подписано к печати
7/VI-74 г. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага типограф-
ская № 1. Печ. л. 9,0. Уч.-изд. л. 9,2. Тираж
10000 экз. Издат. № 81/73. Цена 69 коп. Зак. 1289.
Издательство «Лесная промышленность», 101000,
Москва, ул. Кирова, 40а.

Ленинградская типография № 4 Союзполиграф-
прома при Государственном комитете Совета Ми-
нистров СССР по делам издательств, полиграфии и
книжной торговли, 196126, Ленинград, Ф-126, Со-
циалистическая ул., 14.