

## РЕЖИМ ВЛАЖНОСТИ У ОСИНЫ МУЖСКОГО И ЖЕНСКОГО ПОЛА

Н. И. ФЕДОРОВ, Е. С. РАПУНОВИЧ

(Белорусский технологический институт им. С. М. Кирова)

Существует представление, что половой диморфизм двудомных растений обусловлен глубокими биологическими различиями между особями разного пола. Это положение подтверждается многочисленными данными, свидетельствующими о существовании различий в уровне и интенсивности окислительных процессов у мужских и женских особей. Рядом исследователей (Stanfield, 1937; Наугольных, 1945; Добрунов, 1945; Джапаридзе, 1949 и др.) указаны различия в интенсивности транспирации, фотосинтеза и других процессов метаболизма растений. Отмечена также неодинаковая устойчивость мужских и женских особей растений к неблагоприятным условиям внешней среды и заболеваниям (Гикалев, 1935; Лихварь, 1935; Сукачев, 1953; Панкратова, 1956).

Осина как объект исследований особенностей физиологических и биохимических процессов у мужских и женских особей представляет особый интерес. Имеются данные, показывающие, что мужские и женские особи осины неодинаково чувствительны к сердцевинной гнили, повсеместно поражающей осиновые древостои и наносящей серьезный ущерб лесному хозяйству. По данным С. Н. Макарова (1954) и В. Б. Волковича (1966), большей устойчивостью к гнили обладают женские особи. Это подтверждается и нашими данными (Вихров, Федоров, Кочановский, 1966), показывающими значительно меньшее количественное поражение и протяженность гнили у женских экземпляров осины. Нами (Федоров, Рапунович, 1969) показана более высокая активность ферментов, в частности пероксидазы и полифенолоксидазы у женских особей, что, возможно, является одной из причин повышенной устойчивости их к заболеваниям по сравнению с мужскими особями.

Имеются данные (Орленко, Сыромятникова, 1958), которые говорят и об обратном — о более высокой устойчивости мужских экземпляров. Не исключено, что различная устойчивость мужских и женских особей является функцией внешней среды и изменяется в зависимости от внешних условий. Выяснить природу различной устойчивости осины разного пола можно только при глубоком изучении процессов метаболизма и изменений, происходящих в них под влиянием заболевания.

В данной работе приведены результаты изучения сезонных изменений влажности в ассимилирующих органах (листьях, побегах) в течение вегетационного периода 1967 г., распределения влаги в стволе и интенсивности транспирации у осины мужского и женского пола. Исследования проводились в осиновом насаждении 35-летнего возраста в Заславльском лесничестве Минского лесхоза (БССР). Сведения о количестве выпадающих осадков и изменении температуры воздуха в течение вегетационного периода 1967 г. приведены на рис. 1.

На пробной площади было отобрано во время цветения по 5 здоровых и по 5 больных деревьев осины мужского и женского пола. С них в разные сроки вегетационного периода брались образцы листьев и побегов. Осенью опытные деревья срубались для определения количества влаги в различных частях ствола.

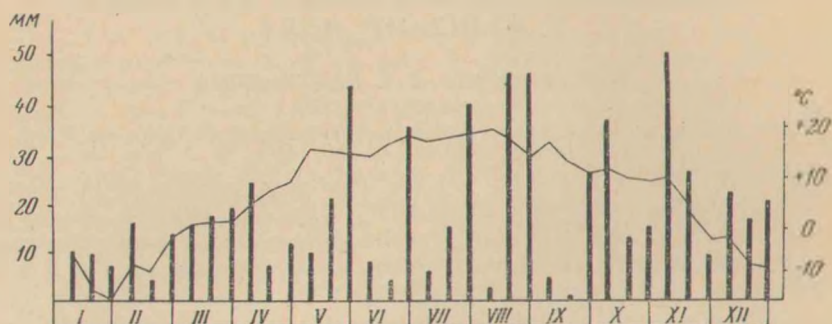


Рис. 1. Изменение количества выпадающих осадков и температуры воздуха в течение вегетации.

Влажность определялась взвешиванием при высушивании образцов до постоянного веса при температуре 105°. Содержание свободной воды вычислялось рефрактометрическим методом по Н. А. Гусеву (1960) с применением 30%-ного раствора сахарозы, количество связанной воды — по разнице между общим содержанием воды и количеством свободной воды. Содержание всех форм воды рассчитывалось в процентах от абсолютно сухого веса растительного материала. Интенсивность транспирации определялась по методу Л. А. Иванова с соавторами

Таблица 1

Содержание различных форм воды в листьях здоровых и поврежденных сердцевинной гнилью деревьев осины, % к весу в абсолютно сухом состоянии

Дата	Здоровые			Больные		
	общее содержание	свободная вода	связанная вода	общее содержание	свободная вода	связанная вода
18/VI	144,9	58,0	86,9	141,7	56,3	85,4
	173,7	75,0	98,7	157,5	50,6	106,9
7/VII	151,7	63,0	88,7	150,1	60,9	89,2
	153,3	73,3	80,0	146,0	52,2	93,8
20/XII	137,7	44,1	93,6	130,2	46,3	83,9
	139,6	44,0	95,6	135,2	49,1	86,1
7/VIII	148,5	56,0	92,5	140,9	49,3	81,1
	144,2	64,7	79,5	141,7	46,3	95,4
2/VIII	130,9	30,8	100,1	138,1	35,7	102,4
	135,9	32,2	103,7	132,8	38,4	94,4
6/IX	138,7	50,0	88,7	129,1	48,3	80,8
	151,5	48,4	103,1	147,5	52,2	92,3
19/IX	107,5	32,5	75,0	116,9	41,1	75,8
	124,3	34,6	89,7	133,3	43,0	90,3

Примечание. В числителе приведены данные для особей мужского пола, в знаменателе — для особей женского пола.

(1950). Одновременно с транспирацией фиксировались температура, относительная влажность воздуха и освещенность. В конце вегетационного периода опытные деревья срубались и подвергались детальному анализу, при этом, кроме общих таксационных показателей, определялось содержание воды в различных частях дерева.

Представленные в табл. 1 данные показывают значительные изменения содержания влаги в листьях мужских и женских особей осины в течение вегетационного периода. Наиболее высокая степень оводненности клеток листьев отмечается в период их интенсивного роста и формирования — июнь — начало июля. Содержание воды в это время составляет 145—174%. В дальнейшем содержание воды снижалось и достигало минимума в сентябре перед опадом листьев. Оводненность осенью по сравнению с максимальной уменьшается в 1,3—1,4 раза. При этом наблюдаются колебания влажности, связанные с изменением метеорологических условий. Так, на фоне постепенного снижения влажности к осени наблюдается заметное падение ее во второй половине июля и августа, обусловленное высоким дефицитом влажности воздуха в это время и значительным уменьшением продуктивной влаги в почве. Выпадение в конце августа осадков (46 мм) и снижение дефицита влажности воздуха сопровождалось некоторым возрастанием запасов влаги в листьях в начале сентября по сравнению с августовским уровнем.

Однако эти изменения у древесных растений выражены не так резко, как у однолетних. Однолетние растения более чувствительны к недостатку влаги. Реакция их на недостаток воды возникает почти сразу (Проценко, Шматько, Лукина, 1968). Многолетние древесные растения при сильном иссушении почвы гибнут в исключительном случае. Это указывает на то, что в критические периоды они используют влагу, запасенную в стволовой части дерева.

Следует отметить, что сезонные колебания влажности в ассимилирующих органах деревьев отмечались неоднократно в литературе. Некоторые исследователи (Иванов, 1948; Kamekichi Jazawa Shigeo Jshida, 1965; Баженов, Вихров, 1949) наблюдали и сезонные колебания влажности в древесине. П. И. Крамер, Т. Т. Козловский (1963) также колебания связывают главным образом с различной водообеспеченностью растений в течение года.

Возрастные изменения, происходящие в листьях в течение вегетационного периода, безусловно, накладывают свой отпечаток на степень оводненности клеток. С увеличением их возраста наблюдается значительное обезвоживание тканей, особенно в конце лета. У однолетних побегов в начале лета степень насыщенности клеток водой высока, но уже в июле вследствие дифференциации клеток и одревеснения их клеточных оболочек содержание воды в побегах значительно падает. Процессы вызревания побегов и подготовки их к зимнему периоду покоя сопровождаются дальнейшим снижением влажности. Связь между содержанием влаги в побегах и метеорологическими факторами (осадки, температура и влажность воздуха) выражена слабо.

Наши исследования показывают (см. табл. 1), что в начале лета (июнь) в период интенсивности роста женские экземпляры характеризуются более высокой оводненностью листьев. Общее содержание влаги в них в это время примерно на 20% выше, чем у мужских экземпляров. Однако уже в июле различия в содержании влаги сглаживаются и находятся в пределах достоверности, обнаруживая в течение июля—августа незначительные колебания в ту или другую сторону. Осенью, когда

влажность листьев снижается до минимума, количество влаги в листьях у женских особей больше, чем у мужских на 10—15%. Более оводнены и однолетние побеги женских особей. Разница в июне составляет около 20%, в дальнейшем эти различия уменьшаются. В побегах прошлого года (2-летние побеги) также наблюдаются различия в содержании влаги в июне, однако в этот период оно несколько выше у мужских особей.

Обращает на себя внимание то, что эти различия ярко выражены в начале и конце вегетации. Вряд ли это можно объяснить морфологическими особенностями и анатомическим строением древесины и отдельных водопроводящих элементов у осины женского и мужского пола, так как существенных различий в этом отношении между особями разного пола не установлено. Различия в содержании влаги, на наш взгляд, связаны с неодинаковыми сроками наступления фенофаз у мужских и женских особей и отсюда с различиями в интенсивности анаболических и катаболических процессов.

По нашим наблюдениям, в 1967 г. на опытной пробной площади раньше начинали вегетировать женские клоны осины. У них раньше на 5—7 дней набухали почки и происходило облиствение побегов. Данное обстоятельство свидетельствует о более раннем активировании жизнедеятельности у женских особей по сравнению с мужскими. Результатом активирования явилось большее накопление у них влаги в столовой части дерева, служащей резервуаром воды (Иванов, 1948; Баженов, Вихров, 1948), используемой на процессы роста и развития. Следствием этого явилось и более высокое содержание влаги в формирующихся органах (листьях и побегах) женских экземпляров в начале вегетации. Более высокое содержание влаги у женских экземпляров сопровождается более высоким расходом влаги у них на транспирацию (табл. 2).

Таблица 2

Интенсивность транспирации листьев мужских и женских особей осины, мг/час воды на 1 г абсолютно сухих листьев

Дата	Мужские особи	Женские особи	Интенсивность транспирации женских особей, % к мужским
18/VI	840,0	894,5	106,5
7/VII	1025,5	1046,4	102,0
20/VII	1157,2	1215,1	105,0
7/VIII	1056,1	975,5	92,4
22/VIII	787,2	761,8	96,8
6/IX	674,2	724,4	107,5
19/IX	877,4	839,2	95,8

Это активирование транспирации у женских экземпляров, по-видимому, приводит оводненность в летнее время у мужских и женских экземпляров примерно к одному уровню. Повышенный расход влаги у женских особей способствует некоторому выравниванию запасов влаги в столовой части дерева. Резкое снижение оводненности у мужских экземпляров во второй половине сентября свидетельствует об ослаблении их жизнедеятельности в этот период.

Аналогичную закономерность в изменении оводненности тканей мужских и женских особей различных двудомных древесных растений отме-

чал Л. И. Джапаридзе (1963). По его данным, разница в содержании воды в побегах оказалась большей в первую половину вегетации, чем во вторую, причем половой дифференциал водосодержания наивысшего выражения достигал в июне месяце.

В табл. 1 приведены также данные по изменению свободной и связанной влаги в листьях осины. Эти данные показывают сильную изменчивость свободной влаги в течение вегетации, обусловленную в большой мере внешними условиями. Максимум свободной влаги равен 63,0—75,0% и наблюдается в первой половине вегетации, минимум — 30,8—32,2% — в августе, когда резко снижаются запасы влаги в почве и отмечается высокий дефицит влажности воздуха. В течение вегетационного периода количество свободной влаги изменяется и у мужских и у женских особей, но уровень ее до середины лета у женских особей выше.

Интенсивность физиологических процессов, по мнению многих исследователей, зависит от содержания свободной влаги в синтезирующих органах. Высокое содержание свободной влаги у женских особей в период интенсивного роста листьев (июнь) подтверждает вывод о более высокой активности жизнедеятельности женских особей в этот период. Во второй половине вегетационного периода существенных различий в запасах свободной влаги между особями разного пола не наблюдается.

Связанная влага, так же как и свободная, подвержена значительным изменениям в течение вегетации. Содержание ее колеблется от 75,0 до 109%. Она в меньшей мере зависит от условий внешней среды и связана со структурой и концентрацией коллоидов (Гусев, 1959; Алексеев, 1968) и интенсивностью биохимических процессов, происходящих в тканях. Сопоставление мужских и женских особей показывает, что женские особи содержат больше связанной влаги в начале и конце вегетации, разница составляет до 15% и более. Это свидетельствует о том, что различная оводненность листьев мужских и женских особей осины связана в значительной мере с содержанием прочно связанной с коллоидами протоплазмы влаги.

Таким образом, половой дифференциал водосодержания листьев осины обусловлен как содержанием слабо связанной с протоплазменными коллоидами влагой, так и, вероятно, со степенью гидратации коллоидов.

Развитие гнили внутри растущих деревьев осины оказывает определенное влияние на оводненность ассимилирующих органов (см. табл. 1). Количество воды в листьях больных деревьев в течение вегетационного периода меньше, чем у здоровых, и только перед их опадением (сентябрь) влажность вновь возрастает. Пониженным оказалось также и содержание воды в однолетних побегах больных деревьев в первой половине лета. Однако резких изменений в содержании воды в листьях и побегах больных деревьев не установлено. Снижение ее у мужских и женских особей составляет не более 10%.

Полученные данные показывают, что некоторое уменьшение оводненности тканей, наблюдаемое у больных растений, происходит в основном за счет свободной воды. При этом содержание воды, прочно связанной с высокополимерными соединениями протоплазмы клеток у больных растений в первой половине вегетационного периода выше, чем у здоровых деревьев. Это может быть связано с накоплением в клетках

мезофилла первичных продуктов фотосинтеза вследствие слабого оттока ассимилятов у больных деревьев.

В табл. 3 приведены данные о содержании воды в различных частях ствола осины мужского и женского пола. Примечательна более высокая оводненность спелой древесины по сравнению с заболонью. В нижней части ствола влажность спелой древесины в 1,4—1,5 раза выше влажности заболони. Высокая влажность ядра дает основание говорить о том, что спелая древесина, как и заболонь, вероятно, принимает непосредственное участие в водообеспечении растущих деревьев осины, выполняя роль резервуара воды.

На возможность участия ядра в водном обмене указывают многие исследователи (Баженов, Вихров, 1948; Самцов, 1965; Князева, 1969 и др.).

Л. А. Князева, изучая влажность древесины вяза, установила, что при отсутствии поступления воды из корней абсолютная влажность заболони и спелой древесины резко изменяется. Однако вопрос о степени участия и о роли спелой древесины осины в водном режиме требует дополнительного изучения. Низкое содержание воды в заболонной древесине свидетельствует о ее более высокой активности по сравнению с влагой спелой древесины и о способности усваиваться ассимилирующими органами.

У больных деревьев содержание влаги в центральной загнившей части ствола (первая стадия загнивания) резко снижается (примерно в 1,5—2,0 раза) по сравнению со спелой древесиной здоровых деревьев, что является результатом разрушения отдельных клеток и водопроводящих элементов. Очевидно, эта часть ствола у больных деревьев отключается из водопроводящей системы и не принимает участия в водообеспечении ассимилирующих органов водой. Зато возрастает количество влаги в заболонной части больных деревьев. Это обусловлено неодинаковым характером распределения поступающей из корней влаги у здоровых и больных деревьев осины. У здоровых деревьев влага распределяется более или менее равномерно по всему сечению ствола, у больных деревьев водопроводящей частью ствола и резервуаром влаги является только заболонная часть ствола.

Влажность в стволе изучалась нами осенью, перед опадением листьев (19/IX). Из табл. 2 видно, что осенью более увлажненная древесина у мужских экземпляров осины. Содержание воды у них выше в заболони, спелой древесине и в лубяной части коры, причем различия наблюдаются по всей высоте ствола. Это можно объяснить тем, что у мужских экземпляров, вероятно, раньше заканчивающих вегетацию и снижающих жизнедеятельность, больше сохраняется запасенной влаги, в то время как у женских особей, сохраняющих активность физиологических процессов, происходит дальнейшее обезвоживание древесины.

Проведенные исследования позволили сделать следующие выводы:

1. Наблюдается половой дифференциал водосодержания у осины. Ассимилирующие органы в начале и конце вегетации более оводнены у женских особей осины, разница наиболее выражена в начале и конце вегетации.

2. Различия в увлажнении между мужскими и женскими особями осины, вероятно, связаны с неодинаковыми сроками наступления и окончания вегетации.

Содержание влаги в различных частях ствола у мужских и женских особей осины  
(по данным за 19/IX 1967 г.), %

Пол	Категории деревьев	Заболонь					Спелая древесина				Дубовая часть коры				
		на высоте пня	на высоте 1,3 м	под кроной	в кропе	на высоте пня	на высоте 1,3 м	под кроной	в кропе	на высоте пня	на высоте 1,3 м	под кроной	в кропе	на высоте пня	на высоте 1,3 м
Мужской	Здоровые	58,3	73,4	87,1	99,6	112,0	112,8	79,0	—	107,1	115,2	127,2	—	129,5	
	Больные	83,4	72,1	94,4	86,8	57,7	69,1	—	—	99,5	133,3	134,2	—	129,3	
Женский	Здоровые	54,1	60,0	66,5	77,6	101,3	104,8	73,1	—	95,3	81,6	93,8	—	105,8	
	Больные	57,0	68,7	79,2	86,3	72,4	75,3	—	—	106,6	109,2	120,8	—	129,0	

## Литература

- Алексеев А. М. 1968. Значение структуры цитоплазмы для водного режима растительных клеток. В кн.: Водный режим растений и их продуктивность. М. Баженов В. А., Вихров В. Е. 1949. О влажности древесины в свежесрубленном состоянии. Тр. Ин-та леса АН СССР, т. 4. М. Вихров В. Е., Федоров Н. И., Кочановский С. Б. 1966. Об устойчивости осины к сердцевинной гнили. В кн.: Пути повышения продуктивности лесов. Минск. Волкович В. Б. 1966. Сравнительная поражаемость мужских и женских деревьев осины ложным трутовиком. Матер. науч.-техн. конф. ЛТА, вып. 2. Л. Гикалев С. Я. 1935. Отношение конопли к болезням и вредителям. Тр. Всес. науч.-исслед. ин-та конопли. Сб. Биология конопли, вып. 8. Гусев Н. А. 1959. Некоторые закономерности водного режима растений. М.; 1960. Некоторые методы исследования водного режима растений. М. Джапаридзе Л. И. 1949. Половые различия в транспирационной функции у двудомных растений. Сообщ. АН Груз. ССР, т. 10, № 9; 1963. Пол у растений, т. 1. Тбилиси. Добрунов Л. Г. 1945. Особенности минерального питания конопли. Тр. Всес. науч.-исслед. ин-та конопли. Сб. Биология конопли, вып. 8. Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. 1950. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях. Бот. ж., т. 35, № 2. Крамер П., Козловский Т. 1963. Физиология древесных растений. М. Князева Л. А. 1969. О влажности древесины ствола вяза мелколистного в зоне каштановых почв. «Лесоведение», № 5. Лихварь Д. Ф. 1935. Конопля и температурные условия вегетационного периода. Тр. Всес. науч.-исслед. ин-та конопли. Сб. Биология конопли, вып. 8. Макаров С. Н. 1954. Половые различия у растений по вегетативным и биологическим признакам. Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 17. Наугольных В. Н. 1945. О половом диморфизме двудомных растений. ДАН СССР, т. 49, № 4. Орленко Е. Г., Сыромятникова О. Ф. 1958. О биологических особенностях мужских и женских деревьев осины. Бюлл. науч.-техн. информации БелНИИЛХ, № 3. Гомель. Панкратова Н. М. 1956. Влияние температуры на цветение дуба. Сб. работ ВНИИЛМа, т. 32. М. Петинюв Н. С. 1968. Водный режим растений в связи с минеральным питанием, обменом веществ и продуктивностью растений. В кн.: Водный режим растений и их продуктивность. М. Проценко Д. Ф., Шматько И. Г., Лукина Л. Ф. 1968. Динамика водного режима озимой пшеницы в процессе вегетации. В кн.: Водный режим растений и их продуктивность. М. Самцов А. С. 1965. Влияние условий местопронрастания на влажность древесины дуба черешчатого. Ж. бот. исслед., вып. 7. Минск. Сукачев В. Н. 1953. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. Бот. ж., т. 33, № 1. Федоров Н. И., Раптунович Е. С. 1969. Интенсивность дыхания и активность окислительных ферментов у осины мужского и женского пола. «Лесоведение», № 2. Kamekichi Iazawa, Chigeo Ishida. 1965. J of the Faculty agriculture Hokkaido University, v. 54, pt. 2. Japan. Stanfield F. 1937. Am. J of Bot., v. 24, № 10.