АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ

В. С. НИКОЛАЕВСКИЙ

На правах рукописи

НЕКОТОРЫЕ АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В СВЯЗИ С ИХ ГАЗОУСТОЙЧИВОСТЬЮ В УСЛОВИЯХ МЕДЕПЛАВИЛЬНОЙ ПРОМЫШЛЕННОСТИ СРЕДНЕГО УРАЛА

Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель — доктор биологических наук профессор Н. А. КОНОВАЛОВ

г. СВЕРДЛОВСК
1964 г.

Работа выполнена при Ботаническом саде Института биологии Уральского филиала Академии Наук СССР.

Диссертация состоит из введения, 6 глав:

1 — Литературный обзор; 2 — Естественно-исторический обзор района исследований; 3 — Медеплавильная промышленность Среднего Урала и загрязнение внешней среды; 4 — Методика исследований; 5 — Экспериментальные исследования газоустойчивости древесных растений; 6 — Ассортименты газоустойчивых древесных растений для Среднего Урала и Заключение.

Общий объем диссертации 226 страниц машинописного текста. Библиографический указатель включает 189 названий на русском и иностранных языках.

Диссертация содержит 66 иллюстраций (фотографии, рисунки, таблицы) и одно приложение.

Защита диссертации состоится «29» мая 1964 г. в Институте биологии Уральского филиала АН СССР: г. Свердловск, ул. 8 Марта, 202.

Автореферат разослан «29» апреля 1964 года.

Коммунистическая партия и Советское правительство проявляют большую заботу о благоустройстве и озеленении. В связи с этим Верховным Советом РСФСР 27 октября 1960 г. был принят закон «Об охране природы», который предусматривает ряд мер по охране зеленых насаждений, озеленению городов и рабочих поселков, по охране чистоты атмосферного воздуха, почв и вод.

Зеленые насаждения имеют большое санитарно-гигиеническое значение. Они благоприятно влияют на понижение температуры воздуха, повышают его влажность и ослабляют силу ветра. Древесная и травянистая растительность способны в значительной степени удерживать на поверхности листьев пыль, копоть, сажу и предохранять атмосферный воздух от вторичного загрязнения ими.

Зеленые растения способны аккумулировать токсические газы из атмосферного воздуха, очищая и улучшая его.

Экологические условия для древесных пород в городах и на промышленных предприятиях в значительной степени отличаются от условий их естественного произрастания. Городской микроклимат характеризуется более высокими максимальными температурами и большей суточной амплитудой колебания температур, меньшей влажностью воздуха. Городские почвы большей частью загрязнены отходами и мусором, в промышленных районах содержат много ядовитых примесей, аккумулированных из загрязненного воздуха.

В зависимости от рода предприятий и технологических процессов на них атмосферный воздух может загрязняться различными по составу и токсичности газами. Среди них наиболее часто встречаются сернистый и серный ангидрид, угарный газ, хлор и хлористый водород, аммиак, фтор и фтористый водород, окислы азота, окислы металлов хрома, свинца, а также окислы мышьяка, фосфора.

Как подчеркивает Н. П. Красинский (1950), борьба с дымом прежде всего должна вестись технологическими приемами, при помощи специальных золо- и дымоуловителей. Однако, по

имеющимся данным, применение даже весьма совершенных уловителей не обезвреживает полностью дымовые выделения и, хотя количество вредных инградиентов дыма резко падает, все же и в таком виде дымовые отходы при длительном воздействии серьезно повреждают растительность. С другой стороны, рост промышленности и введение новых технологических процессов получения различного вида продукции в значительной степени опережает проектирование и строительство очистных сооружений.

Поэтому наряду с технологическим способом борьбы с дымом должен применяться способ биологический. Биологический способ заключается, во-первых, в создании в задымленных пунктах зеленых насаждений из дымоустойчивых растений, во-вторых, биологическим способом можно бороться с дымом путем создания защитных полос, отгораживающих населенные пункты от источников задымления.

Следовательно, проблема влияния загрязненного воздуха на растительность остается важной в физиологии растений и в будущем.

Уже первые исследователи подчеркивали разную степень устойчивости отдельных видов древесных растений к кислым газам. На этом свойстве растений был основан отбор и составление шкал газоустойчивых растений.

Под газоустойчивостью большинство исследователей понимают способность растений противостоять вредному действию дымовых выделений, сохраняя декоративность и более или менее нормальное состояние (Красинский, 1950).

Первые исследования по газоустойчивости растений были начаты в Германии в 1861 г. (Wentzel, 1963), в России — в 1900—1910 гг. (Морковин, 1901; Нелюбов, 1900; Сабашников, 1911), в США в 1915 г. (Крокер, 1950). Большая часть их была выполнена визуальными методами, а поэтому носили в себе много элементов субъективности. Но уже в то время рядом исследователей (Noack, 1924) были предприняты попытки изучения физиологических и биохимических процессов у растений в связи с их газоустойчивостью. Используя данные законов фотохимии K. Noack (1924) создал теорию фотодинамического действия хлорофилла на свету под влиянием SO_2. Его гипотеза о блокирующем действии SO_2 на каталитически активное железо, содержащееся в хлоропластах и участвующее в процессах фотосинтеза, была подтверждена Венером в 1928 г. (Красинский, 1937).

Работы других немецких авторов конца XIX — начала XX века характеризуются поисками наиболее устойчивого ассортимента растений для определенного рода промышленных предприятий и экологических условий.

Исследования американских и канадских авторов (Крокер, 1950, Thomas a. Hill, 1937, Томас, 1962) посвящены в основном вопросам действия различных газов и концентраций на физиологические процессы у отдельных видов растений. В. Крокер (1950) дал токсикологическую характеристику промышленных газов для отдельных групп живых организмов.

В работах предвоенных и особенно послевоенных лет исследователей США и Канады (Фортунатов, 1958) мы находим вопросы анатомии и биохимии газовых повреждений, диагностики, установления индикаторных растений, а также вопросы повышения газоустойчивости. Выводы указанных авторов в большинстве своем повторяют выводы немецких работ, за исключением некоторых работ (Thomas a. Hill, 1937; В. Крокер, 1950). Эти авторы поднимают вопрос о положительном влиянии слабых концентраций SO_2 в районах с недостатком содержания серы в почве.

В целом многие американские исследования (Thomas, 1958), кроме изучения и установления газоустойчивого ассортимента, решают часто сугубо практическую цель: установление ущерба, приносимого вредными промышленными газами сельскохозяйственным культурам или лесному хозяйству.

Значительный вклад в решение проблем газоустойчивости сделан коллективом сотрудников под руководством проф. Н. П. Красинского. Их исследования были подкреплены теоретическими обобщениями, которые привели к новым важным положениям. Во-первых, Н. П. Красинский (1937, 1940, 1950) связал вопросы газоустойчивости растений с систематическим положением видов, во-вторых, дал классификацию видов газоустойчивости (анатомо-морфологическая, биологическая и физиологическая), в-третьих, подтвердил и развил далее теорию фотодинамического действия хлорофилла, K. Noacka (1924), связав устойчивость растений к кислым газам с количеством окисляемых веществ в листьях и скоростью окисления под влиянием этих газов при выключении фотосинтеза, в-четвертых, показал, что газоустойчивость растений связана с редуцирующими — восстановительными свойствами протоплазмы клеток листа.

Следует также отметить выводы Е. И. Князевой (1950) о связи газоустойчивости растений с анатомо-морфологическими особенностями строения листьев у отдельных видов и В. А. Гусевой (1950) о возможности повышения газоустойчивости растений благодаря использованию удобрений.

Кислые дымовые газы вызывают самое разностороннее влияние на растительность и почву. Прямое действие газов вызывает у растений нарушение нормального хода физиологических и биохимических процессов (Красинский, 1937, 1950; Крокер, 1950; Николаевский, 1963). Если действие слабых концентраций SO_2 (менее 10^{-7} по объему) на растения равносильно затенению проходящего облака, то при концентрациях более 10^{-7} в течение 1 часа сохраняется эффект последействия после фумигации 7—9 дней.

Под влиянием сернистого газа у растений наблюдается уменьшение степени открытия устьичных щелей (Томас, 1962; Николаевский, 1963). Ряд авторов (Bredeman, 1933; Jahnel, 1954) считает, что под влиянием SO_2 хлорофилл превращается в феофитин. Хлоропласты под влиянием газов тускнеют, а затем подвергаются деструкции. Накопление SO_2 в клетках листа происходит исключительно через устьица (Иванов, 1936; Bredeman, 1933), что вызывает снижение pH протоплазмы, а следовательно, и нарушение работы ферментного аппарата. Слабые концентрации SO_2 ингибируют фотосинтез, не нарушая дыхания (Крокер, 1950). Высокие концентрации газов вызывают вначале падение дыхания, а затем повышение (Wieler, 1905).

Длительное нарушение соотношения ассимиляции и диссимиляции ослабляет растения. В результате необратимых процессов окисления под влиянием SO_2 на листьях появляются ожоги различной формы, положения и окраски.

Кислые дымовые газы вызывают нарушение водного режима растений: транспирация понижается. Jahnel (1954) считает, что кислые газы понижают скорость восходящего тока в ксилеме.

Н. П. Красинский (1937), Н. Г. Кротова (1959), (1957) установили, что под влиянием SO_2 у растений происходит накопление серы в листьях. Летальная концентрация серы в листьях растений зависит от биологических особенностей видов и условий минерального питания. Nemec (1958) нашел, что параллельно с накоплением серы у растений происходит накопление других элементов (Zn, Al, As, Cu и др.).

Некоторые исследователи (Иванов, 1936; Крокер, 1950; Jahnel, 1954; Wislicenius, 1914) указывали на возможную связь между повреждаемостью листьев и фотосинтезом. Этим они объясняли отсутствие повреждений у растений в темноте и у хвойных пород зимой. Также отсутствуют повреждения на жилках и черешках листьев, не принимающих заметного участия в фотосинтезе.

Н. П.Красинский(1950) и В. А. Гусева (1950) показали, что гомогенаты листьев газоустойчивых растений обладают повышенными редуцирующими свойствами.

Под влиянием кислых газов у растений отмечено уменьшение размеров листьев, хвои и клеток. Сокращаются сроки жизни растений и отдельных фаз развития (Антипов, 1957). Степень газоустойчивости растений зависит как от биологических особенностей видов (Кулагин, 1952; Бабкина, 1959), фазы развития, так и многих условий в момент действия газов: концентрация газа, продолжительность действия, состояния погоды и др.

Кислые газы через почву оказывают косвенное влияние на растения, ухудшая условия минерального питания. Вблизи медеплавильных комбинатов имеются значительные площади пустырей. Главным препятствием для развития растительности на них является отравление почв токсическими соединениями.

Естественно-исторические условия района исследований и загрязнение внешней среды

Наиболее распространенным на промышленных предприятиях Среднего Урала газом является сернистый ангидрид. Он же, по данным В. Крокера (1950), является одним из наиболее токсических газов.

В результате рекогносцировочного обследования ряда промышленных предприятий Среднего Урала нами было установлено, что наибольшему загрязнению подвергается воздух вблизи медеплавильных комбинатов. Здесь же обнаруживается более четкая диференциация древесных растений по газоустойчивости. Поэтому наши исследования проводились на древесных растениях вблизи медеплавильных комбинатов. Исследования в Свердловске проводились для проверки газоустойчивости более обширного ассортимента древесных растений, а также в качестве контроля для параллельно проводимых работ в Ревде.

Медеплавильные комбинаты Среднего Урала расположены территориально в Свердловской области. Два комбината Кировоградский и Средне-Уральский находятся в Среднегорной полосе, а Красноуральский — в западной части Зауралья. Указанные комбинаты и прилегающие территории различаются по рельефу, погодно-климатическим условиям, почвам и высотой труб, через которые производится выброс газов. Красноуральский и Кировоградский комбинаты расположены в низинах. Окружающая территория имеет более высокие абсолютные отметки. Выбросов газов осуществляется через трубы высотой 100—104 м. Средне-Уральский завод расположен по сравнению с первыми относительно окружающей территории выше. Значительно выше и отметки труб (130 и 150 м). Для Красноуральска характерны типично среднеподзолистые почвы, для Свердловска и Ревды — дерново-подзолистые и дерново-глеевые. Город Кировоград, как и его почвы занимают промежуточное положение между указанными выше. Проведенные нами исследования почв СУМЗа показали, что уже через 2 года привозные почвы по многим физико-химическим показателям становятся непригодными для произрастания растительности.

Континентальный климат Среднего Урала характеризуется суровыми зимами, сравнительно коротким безморозным периодом, малым количеством осадков. В Красноуральске практически в любой летний месяц возможны заморозки. Малоблагоприятные экологические условия для древесной растительности на Среднем Урале в известной степени могут предопределять и их газоустойчивость.

Человек создал искусственно новый экологический фактор— загрязненный атмосферный воздух, влияющий на окружающий растительный и животный мир.

Исследованиями Л. В. Тимофеевой (1954) вблизи медеплавильных комбинатов выявлены две зоны повышенных концентраций вредных газов; 1 — на расстоянии до 0,5 км, 2 — на расстоянии 1,5—2 км. Источником загрязнения первой зоны является неорганизованный выброс газов, второй — организованный (через высокие трубы). Концентрации вредных газов вблизи медеплавильных комбинатов по данным Л. В. Тимофеевой (1954, 1958), Л. В. Тимофеевой, М. С. Садиловой и Э. Ф. Куперман (1964), а для СУМЗа по нашим данным выше допустимых норм ВГСИ в 10 и более раз. Так как преобладающими в вегетационный период ветрами на Среднем Урале являются юго-западные, то наибольшее влияние газов и на более значи-

тельном расстоянии наблюдается в северо-восточном направлении от комбинатов.

Местная дендрофлора сравнительно бедна в видовом и декоративном отношениях. Поэтому зеленое строительство в городах и промышленных центрах на Среднем Урале невозможно без использования интродуцированных древесных пород.

Методика исследований

Мы начали исследования с изучения физиологических процессов и анатомо-морфологического строения листьев у древесных пород в местах периодического влияния кислых дымовых газов (опыт) и в местах без влияния газов, в лесу (контроль). Кроме того, ряд исследований был проведен в Ботаническом саду УФАНа в лабораторных условиях с использованием искусственной фумигации ветвей древесных пород в газовой камере.

Предварительное изучение литературы позволило наметить в качестве объектов исследований пять древесных пород: клен ясенелистный, тополь бальзамический, осина, яблоня сибирская и береза бородавчатая. Эти породы довольно четко различаются по газоустойчивости, оценка которой будет дана ниже.

Как указывалось выше, для исследований были выбраны насаждения на медеплавильных комбинатах (Ревда) и вблизи них (Красноуральск). В качестве контроля в г. Красноуральске исследования проводились на древесных породах в лесу. Деревья осины и березы бородавчатой были естественного происхождения, а тополь и яблоня посажены нами в 1959 г.

Исследования в Ботаническом саду в 1961 г. можно рассматривать в известной мере как контрольный вариант для параллельно проводимых работ в Ревде. Кроме того опыты в Свердловске предусматривали проверку газоустойчивости более обширного ассортимента древесных растений с использованием некоторых показателей, характерных для газоустойчивых пород.

Наши работы по физиологии и анатомии древесных растений мы рассматриваем как первый этап на пути углубленных биохимических исследований причин различной газоустойчивости растений.

Нами изучалась интенсивность (фотосинтез и дыхание) и направленность физиологических процессов (ОВП и ОВА) у древесных растений как в условиях периодического задымления (опыт) и в лесу (контроль), так и в лабораторных условиях с искусственной фумигацией древесных растений. Эти исследо-

вания проводились в г. Красноуральске, Ревде и Свердловске в 1959—1961 гг.

Некоторые вопросы водного режима (транспирация и общая оводненность листьев) изучались в г. Красноуральске. Более полный объем исследований по водному режиму был проведен в г. Ревде и Свердловске в 1961 г. Здесь определялись содержание общей, свободной и связанной воды в листьях, водоудерживающая способность и концентрация клеточного содержимого. Параллельно с исследованиями по фотосинтезу проводились анализы на содержание окисляемых веществ в листьях.

Исследования фотосинтеза; дыхания, О. В. П., транспирации, концентрации клеточного содержимого и количества окисляемых веществ проводились в течение нескольких дней в месяц (3—5) три раза в день (в 7 ч., 13 ч., 19 ч.).

Водный режим листьев определялся в отдельные дни каждого месяца в утренние часы.

В Ботаническом саду нами были предприняты массовые определения ряда физиолого-биохимических показателей листьев более обширного списка лиственных (47 видов) и хвойных (6 видов) пород. Эти исследования проводились три раза за лето в утренние часы. Параллельно с ними определялась повреждаемость листьев в газовой камере на срезанных ветвях при концентрации SO_2 1/4000 по объему. Здесь же изучалось влияние SO_2 на некоторые физиологические показатели (фотосинтез, ОВП, ОВА и количество окисляемых веществ).

Движение устьиц в течение дня и вегетационного периода изучалось в г. Красноуральске в 1959—60 гг. (опыт и контроль) и в Свердловске в 1961 г. в опытах с искусственной фумигацией древесных пород сернистым газом.

Листья для анализов отбирались с одних и тех же деревьев с середины южной стороны кроны. Все опыты проводились в четырехкратной повторности, а транспирация в 8—10-кратной.

Изучение анатомических особенностей строения листьев древесных пород проводилось на фиксированном в августе 1960 г. материале, взятом в г. Красноуральске (опыт и контроль). В Свердловске для этих целей были использованы листья 42 древесных пород.

В течение 3 лет ежемесячно проводились обследования повреждаемости древесных пород зеленых насаждений на территории трех медеплавильных комбинатов и вблизи них (Красноуральск, Кировоград и Ревда). На территории Средне-Уральского медеплавильного завода в 1961 г. нами был заложен опыт-

ный участок, где высажено около 40 видов древесных растений. За ними также ведутся постоянные наблюдения.

Переходим к описанию методов исследований отдельных физиологических процессов, использованных нами при изучении газоустойчивости растений.

Движение устьиц изучалось инфильтрационным методом с использованием трех жидкостей: ксилол, бензол, спирт.

Интенсивность фотосинтеза определялась методом Л. А. Иванова и Н. Л. Коссович (1946) в трехлитровых колбах на срезанных ветвях. Дыхание изучалось в литровых колбах в темноте.

Окислительно-восстановительный потенциал (О. В. П.) определялся потенциометрическим методом с помощью прибора ЛП-5. Индекс анаэробности вычислялся по формуле:

$$чH_2 = \frac{Eh}{0,029} + 2pH$$

Окислительная активность листьев и количество аскорбиновой кислоты определялось по Б. А. Рубину, О. Г. Лутиковой (1937), йодвосстанавливающая активность определялась по Гетри (Болховских, 1955).

Транспирация изучалась методом быстрого взвешивания на торзионных весах. Общее содержание воды — высушиванием листьев в термостате при температуре 102—105° до постоянного веса. Концентрация клеточного содержимого определялась в выжатом ручным прессом соке из убитых высокой температурой листьев на рефрактометре РЛ.

Содержание свободной воды определялось методом А. Ф. Маринчик (1957) с изменениями Н. А. Гусева (1960). Количество связанной воды находилось по разности между общим количеством и количеством свободной воды. В исследованиях использовался раствор 30% сахарозы.

Водоудерживающая способность определялась методом завядания (Ничипорович, 1926).

Количество окисляемых веществ в листьях определялось по методике Н. П. Красинского (1950).

В исследованиях по фотосинтезу и транспирации освещенность в люксах измерялась люксметром ОЛ-3, влажность воздуха — психрометром Августа.

Анатомические исследования велись на постоянных препаратах приготовленных по общепринятой методике (Роскин, Ле-

винсон, 1957). Срезы эпидермиса делались ручной бритвой, а поперечные — с помощью санного микротома.

Статистическая обработка материалов анатомических исследований, а также некоторых физиологических показателей производилась общепринятыми методами биометрии (Леонтьев, 1961).

Ввиду отсутствия данных о загрязнении атмосферного воздуха на Средне-Уральском медеплавильном заводе, нами были определены концентрации SO_2 на различных расстояниях от завода нефелометрическим методом (ГОСТ 5604—50). В каждом пункте было отобрано по 4 пробы воздуха объемом 10 л.

Некоторые анатомо-физиологические особенности древесных растений в связи с их газоустойчивостью

А. Выбор древесных растений и оценка их газоустойчивости

Для выявления анатомо-физиологических особенностей имеющих значение для газоустойчивости, нами были выбраны для исследований пять видов древесных растений. На основании литературных (Красинский и Князева, 1950; Шаблиовский, 1937) и наших данных они характеризуются различной газоустойчивостью:

Клен ясенелистный — слабо повреждаемый
Тополь бальзамический, осина — среднеповреждаемые
Береза бородавчатая
и яблоня сибирская — сильноповреждаемые

Указанные древесные растения были выбраны с целью проследить у них связь анатомо-физиологических особенностей с газоустойчивостью и характер изменения их под влиянием кислых газов. Повреждаемость листьев древесных растений зависит как от сочетания погодно-климатических условий в момент газации, так и от анатомо-физиологических, биохимических и биологических особенностей отдельных видов (Иванов, 1936; Красинский, 1950; Кулагин, 1964; Jahnel, 1954).

Исследования работы устьичного аппарата указанных древесных растений в условиях воздействия газов и отсутствия их дало возможность высказать (Николаевский, 1963) предположение о довольно существенной роли устьиц в регулировании скорости газообмена у клена ясенелистного по сравнению с другими видами. Снижению скорости газообмена у клена способствует уменьшению доступа кислым газам в мезофилл листа.

Б. Интенсивность и направленность физиологических процессов у древесных растений в связи с газоустойчивостью

Ряд авторов (Иванов, 1936; Красинский, 1950; Крокер, 1950; Jahnel, 1954; Wislicenius, 1914; Zieger, 1954) отмечали повышенную токсичность кислых газов, когда по условиям среды и состоянию растений должен быть повышенным фотосинтез. Свое предположение они основывали тем, что повышенная повреждаемость листьев наблюдается при более высокой освещенности и оптимальной влажности, что сильнее повреждались листья, освещенные прямыми лучами солнца, и меньше в тени и что повышенная токсичность газов обнаруживается после полного формирования листа, т. е. когда ростовые процессы сменяются интенсивными процессами фотосинтеза.

Для проверки предполагаемой нами связи между интенсивностью газообмена и повреждаемостью мы провели исследования фотосинтеза и дыхания у древесных пород с различной резистентностью к кислым газам.

По показателям фотосинтеза и дыхания как за отдельные дни, так и за месяцы и вегетационные периоды (табл. 1) отчетливо обнаруживается связь между интенсивностью и повреждаемостью листьев газами (Николаевский, 1962, 1963). Из этих данных видно, что устойчивый к SO_2 клен ясенелистный характеризуется пониженной интенсивностью фотосинтеза и дыхания. Береза и яблоня отличаются сильной повреждаемостью и высокими показателями фотосинтеза и дыхания.

Пониженная интенсивность фотосинтеза и дыхания у клена ясенелистного, по сравнению с другими видами, наблюдается во всех трех пунктах наших исследований (Красноуральск, Ревда и Свердловск) в течение всего вегетационного периода в любые из 3 лет исследований (табл. 1).

Заинтересовавшись обнаруженной зависимостью газоустойчивости от интенсивности фотосинтеза, мы собрали литературные сведения, характеризующие фотосинтез у различных пород. Найденные показатели фотосинтеза были связаны с повреждаемостью этих пород согласно наших и литературных данных (Ванифатов, 1959; Князева, 1950; Красинский, 1950; Николаевский, 1963).

Ввиду того, что нами использованы показатели фотосинтеза, полученные различными авторами, в различных физико-географических условиях, в разные годы и различными методами, корреляция между фотосинтезом и повреждаемостью их выражена несколько менее четко, но статистически достоверна. Характер

Таблица № 1

Интенсивность инстинного фотосинтеза и дыхания древесных растений в мг Co_2 на 1 дм² в час

Виды	Красноуральск июль 1959 г.			Красноуральск — 1960 г. Средние показатели за лето				
				лес		сквер		
	фотосинтез	дыхание	повреждаемость листьев, %	фотосинтез	дыхание	фотосинтез	дыхание	повреждаемость листьев, %
Клен ясенелистный . .	5,1	—	10	—	—	6,1	1,8	5
Осина	6,6	—	15	7,8	1,8	6,8	2,3	25
Тополь бальзамический	7,5	—	25	8,0	2,3	9,2	2,3	16,5
Яблоня сибирская . .	9,15	—	60	9,2	2,5	8,5	2,0	15
Береза бородавчатая .	8,3	—	50	15,5	3,4	12,6	2,7	30

Виды	Свердловск — 1961 г. Среднее за лето			Ревда — 1961 г. Среднее за лето		
	фотосинтез	дыхание	повреждаемость листьев в % по данным фумигации	фотосинтез	дыхание	повреждаемость листьев, %
Клен ясенелистный	5,5	1,1	10	4,8	1,2	5
Осина	—		—	—		—
Тополь бальзамический	8,2	1,2	40	7,1	1,0	34
Яблоня сибирская	—		—	—		—
Береза бородавчатая	8,5	1,7	87	8,0	1,7	30

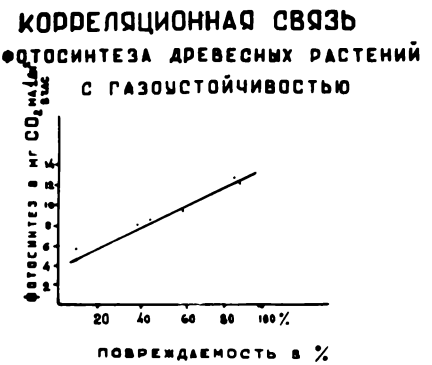
связи наглядно виден из рис. 1. Коэффициент корреляции r равен 0,79, а достоверность $\frac{r}{m_r} = 7{,}2$.

Наши данные подтверждают вывод Л. А. Иванова (1946) о видовых различиях в интенсивности фотосинтеза у древесных растений.

Различия в интенсивности фотосинтеза у древесных растений в опытном и контрольном вариантах незначительны, хотя и имеются. Это объясняется тем, что исследования велись в дни без влияния газов.

Так как в литературе описано влияние низких концентраций SO_2 на фотосинтез растений (Thomas a. Hill, 1937), то мы исследовали действие высоких концентраций, при которых определялась повреждаемость древесных пород в газовой камере.

Повышенные концентрации сернистого ангидрида вызывают у древесных пород даже на второй день после фумигации значительные нарушения в соотношении процессов ассимиляции и диссимиляции, в результате чего обнаружено полное исчезновение фотосинтеза и интенсивное дыхание на свету. Причем обна-



руживается некоторая связь в этих нарушениях с газоустойчивостью видов. Во всех опытах высокая повреждаемость листьев газами коррелирует с большим нарушением физиологических процессов, выражающихся в прекращении фотосинтеза и увеличении интенсивности дыхания. При отсутствии видимых повреждений фотосинтез понижался, но оставался еще заметным (0,5—0,9 мг CO_2 — на 1 дм^2 в час).

Изучение биохимии обмена веществ у растений в неблагоприятных экологических условиях (Альтергот, 1937; Рубин, 1960; Сисакян, 1940; Строгонов, 1959) показало, что устойчивость растений зависит от соотношения процессов ассимиляции и диссимиляции. Изменение нормального соотношения этих процессов за счет преобладания процессов дыхания, вызываемого неблагоприятными условиями, может привести к истощению энергетических ресурсов, накоплению вредных продуктов распада в растениях, что может явиться причиной их гибели.

Если в отношении фотосинтеза ингибирующая роль кислых газов была выявлена давно (Noack, 1924; Wieler, 1905; Wislicenius, 1914), то в вопросах дыхания растений нет до сих пор единого мнения.

Большинство авторов (Красинский, 1950; Морковин, 1901; Jahnel, 1954) считают, что под влиянием SO_2 дыхание остается

на прежнем уровне или повышается, т. е. в обоих случаях у растений должно нарушаться нормальное соотношение фотосинтеза и дыхания.

Данные Thomas a. Hill, (1937) и наши эксперименты не внесли еще полной ясности в вопросы влияния кислых газов на дыхание растений.

В качестве показателей направленности физиолого-биохимических процессов в растениях нами использовались окислительно-восстановительный потенциал (ОВП) и окислительно-восстановительная активность (ОВА).

Понижение ОВП у растений ведет к усилению восстановительных процессов в клеточной среде, а повышение потенциала — к увеличению окислительных процессов. По данным Т. Ф. Лупаревой (1958), Л. Михаэлис (1935), равенство окислительных и восстановительных процессов наблюдается у растений при $чH_2 = 13—14$.

Нами в течение двух лет проводились исследования ОВП листьев древесных пород, как при полевых работах, так и в лабораторных условиях. Изучение дневной динамики ОВП листьев (табл. 2) показало, что слабо повреждаемые газами древесные растения в течение всего дня обладают пониженными величинами Eh и $чH_2$. Более высокими ОВП обладают листья древесных пород, сильно повреждаемых газами. Это подтверждает вывод В. А. Гусевой (1950) о связи ОВП растений с газоустойчивостью.

В экологически нормальных условиях у древесных растений фотосинтетическая деятельность вызывает повышение редуцирующей способности клеточного содержимого. Подобное было отмечено Н. П. Красинским (1947). Это свойство в той или иной степени сохраняется у слабо повреждаемых видов (клен, ива) в условиях периодического задымления. У древесных пород, средне и сильно повреждаемых газами (тополь, ясень, береза), во втором случае происходит снижение редуцирующих свойств и повышение окислительных. Осенью необратимые процессы старения вызывают подобное явление и у клена ясенелистного.

Окислительно-восстановительный потенциал у растений создается рядом ферментных окислительно-восстановительных систем, в которые входят глютатион, аскорбиновая кислота, цитохромы, полифенолы и некоторые другие. Рядом исследователей количественное содержание этих веществ связывается с различной степенью устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Повышенное содержание глютатиона и аскорбиновой

Таблица № 2

Характеристика ОВА и ОВП и некоторых показателей водного режима у древесных пород в г. Свердловске в 1961 г.

Виды	Содержание аскорбиновой кислоты, в мг %	Окислительная активность, мг % аскорбиновой кислоты	Йодвосстанавливающая активность, мл, 0,001 № KJO_3 в 100 г сыр. веса	$чH_2$	Повреждаемость листьев, в % в газовой камере	Общая оводненность, в % к сырому весу	Водоудерживающая способность за 24 часа	Концентрация клеточного содержимого, в %
Клен ясенелистный	157	8	395	13,4	10	72,4	67	10,7
Бузина красная	169	163,1	420,5	15,85	16	75,2	47,1	11,9
Тополь бальзамический	163,3	154,7	463	16,8	40	69,0	41,7	14,0
Осина	264,5	254	642	17,40	56	68,8	39,1	16,1
Яблоня сибирская	373,5	338	850,5	16,05	46	62,0	49,6	20,4
Береза бородавчатая	199,5	161,5	424	17,3	87	63,6	50,6	15,2
Орех манчжурский	720	654	1753	19,9	85	62,5	64,1	16,5
Хвойные породы								
Можжевельник обыкновенный	81	44,2	323	16,8	0	63,2	91,3*	14,0
Сосна обыкновенная:								
1 л. хвоя	68,6	21,9	208	14	0	69,8	95,7	14,5
2 л. хвоя	152,5	26,0	416	13,2	10	60,0	92,4	15,8
Кедр сибирский:								
1 л. хвоя	119,0	32,5	227	14,1	0	70,6	93,2	14,7
2 л. хвоя	197	22,5	489	13,5	17	62,3	82,6	15,5

Табл. 2 (продолжение)

Виды	Содержание аскорбиновой кислоты, в мг %	Окислительная активность, мг % аскорбиновой кислоты	Йодвосстанавливающая активность, мл. 0,001 KIO_3 в 100 г сыр. веса	$чH_2$	Повреждаемость листьев, в % в газовой камере	Общая оводненность, в % к сырому весу	Водоудерживающая способность за 24 часа	Концентрация клеточного содержимого, в %
Лиственница Сукачева:								
на 1 л. побегах	119,7	51,5	342,5	13,0	80	68,4	80,8	15,4
на 2 л. побегах	145,5	65	404,5	12,25	10	67,0	82,8	15,6
Ель сибирская:								
1 л. хвоя	122,5	23,7	365	13,4	0	63,0	83,0	17,8
2 л. хвоя	215	67,6	587	14,0	10	58,0	86,2	20,2
Пихта сибирская:								
1 л. хвоя	95,2	30,2	286	14,6	0	63,4	83,1	17,2
2 л. хвоя	154	30	351	14,15	40	58,2	91,4	19,2
Хвойные (исключая лиственницу):								
1 л. хвоя	97,2	30,5	282	14,6	0	84	89,3	15,6
2 л. хвоя	179,5	36,5	460	13,7	19	59,7	88	17,7

* Водоудерживающая способность у хвойных была определена за 6 часов.

кислоты связывается с повышенной устойчивостью растений к газам (Гусева, 1950; Красинский, 1950), повышенной зимостойкостью (Болховских, 1955; Львов, Алтухова, 1951). По мнению С. М. Иванова (1939), повышенное количество глютатиона понижает морозоустойчивость, т. к. он активирует ростовые процессы.

В таблице 2 мы приводим средние за вегетационный период показатели содержания аскорбиновой кислоты, окислительно-восстановительной активности и ОВП у некоторых лиственных и 6 хвойных древесных пород по исследованиям в Свердловске в 1961 году.

Сравнение этих данных показывает, что клен и бузина имеют по сравнению с яблоней сибирской и березой бородавчатой меньшее содержание аскорбиновой кислоты, меньшую окислительную активность и ОВП. С увеличением повреждаемости листовых органов древесных растений наблюдается увеличение содержания аскорбиновой кислоты, окислительной активности и ОВП.

В отношении йодвосстанавливающей активности не обнаруживается ясной картины, хотя у отдельных видов, сильно повреждаемых газами, имеются очень высокие показатели ее (яблоня сибирская, смородина золотистая, тополь печальный и орех манчжурский).

Данные ОВП и ОВА у древесных пород различных групп подтверждают наш вывод о преобладании восстановительных процессов у газоустойчивых видов и окислительных процессов у слабо устойчивых.

Интересно и, по-видимому, не случайно совпадение и изучавшихся нами пяти древесных пород пониженной интенсивности фотосинтеза с пониженным содержанием аскорбиновой кислоты, пониженной ОВА и ОВП (клен ясенелистный) и, наоборот, у пород с повышенной интенсивностью фотосинтеза (береза, яблоня, орех) выше содержание аскорбиновой кислоты, ОВА и ОВП. Б. А. Рубин и Н. С. Спиридонова (1940) показали, что содержание аскорбиновой кислоты у растений связано положительной корреляцией с окислительной активностью. Повышенное содержание аскорбиновой кислоты и активности аскорбиноксидазы связано с аэробным дыханием. Между содержанием аскорбиновой кислоты и повреждаемостью растений кислыми газами установлена статистически достоверная корреляционная связь $r = 0{,}46$.

Для изучения действия высоких разовых концентраций сернистого ангидрида на ОВА и ОВП нами в 1961 году были про-

ведены специальные исследования в газовой камере. Еще ранее при полевых исследованиях в Красноуральске (Николаевский, 1963) нами было установлено понижение pH клеточного содержимого листьев у древесных растений в условиях периодического задымления по сравнению с контролем. Опыты с искусственной фумигацией показали, что под влиянием кислых газов происходит подкисление клеточного содержимого и в связи с этим изменение окислительно-восстановительной активности и ОВП. Интересно, что у клена ясенелистного и в одном опыте у тополя кислые газы вызывают увеличение редуцирующих свойств, а у ореха манчжурского и тополя, при повреждениях листьев свыше 70% наблюдается увеличение окислительных свойств.

На основании опытных данных можно предполагать, что у древесных растений на первых этапах действия кислых газов и в особенности при слабых концентрациях их, а также у устойчивых пород при более высоких концентрациях газов усиливаются восстановительные процессы, т. е. обнаруживается активная сопротивляемость растений действию этих газов.

При высоких концентрациях вредных газов у устойчивых пород и сравнительно невысоких концентрациях у чувствительных к ним видов, когда повреждения листьев превышают 50—60% и, по-видимому, серьезно нарушены ферментативные системы, у растений начинают преобладать окислительные процессы, что выражается в увеличении индекса аэробности. Опыты в газовой камере показали, что наибольшее действие кислых газов на аскорбиновую кислоту и ОВА наблюдается у ореха — сильно повреждаемой породы. У клена ясенелистного они очень слабы.

Проведенные исследования ОВП и ОВА показали, что газоустойчивость древесных растений кроме интенсивности физиологических процессов связана с их направленностью. Устойчивые виды характеризуются повышенными редуцирующими свойствами клеточного содержимого листьев (клен ясенелистный, бересклет европейский и др.). Сильно повреждаемые газами береза бородавчатая, яблоня сибирская и др. обладают пониженными редуцирующими свойствами. Исследования ОВА подтверждают этот вывод.

В. Вопросы водного режима древесных растений в связи с их газоустойчивостью

В зарубежной и советской научной литературе нет до сих пор сколько-нибудь значительных работ по изучению водного режима растений в связи с их газоустойчивостью. Лишь в некоторых

статьях (Иванов, 1936; Красинский, 1950; Jahnel, 1954) имеются отдельные замечания по транспирации, не подкрепленные экспериментальными данными.

Учитывая наличие связи у древесных растений между интенсивностью и направленностью физиолого-биохимических процессов с газоустойчивостью, можно заранее предполагать значительную роль в связи с этим водного режима растений. Нормальное функционирование растений и их ассимиляционных органов в особенности возможно лишь при определенных и характерных для каждого вида условий водообеспеченности. Мы предприняли изучение некоторых показателей водного режима древесных растений с целью выяснения роли отдельных показателей в газоустойчивости, а также роли вообще воды и водообеспечения как экологического фактора.

Представленные в табл. 2 данные по водному режиму показывают, что газоустойчивые древесные растения характеризуются повышенной оводненностью, водоудерживающей способностью и пониженной концентрацией клеточного содержимого.

Исследования транспирации у пяти древесных растений показали, что наибольшей интенсивностью обладает клен ясенелистный. У остальных видов четких различий в транспирации не наблюдается.

У изученных древесных пород наблюдается противоречие: с одной стороны у клена ясенелистного высокая оводненность листьев и низкая концентрация клеточного сока, с другой — высокая водоудерживающая способность. Противоположное наблюдается у березы и яблони. Указанное противоречие можно объяснить более высокой гидрофильностью коллоидов плазмы у клена, а также большей пластичностью водного режима у него в неблагоприятных условиях среды.

Так как в основе коллоиды протоплазмы представлены белками, то несомненно ясна важная роль водного режима в обеспечении нормального состояния биоколлоидов плазмы, могущих характеризовать резистентность растений по отношению к кислым газам.

В условиях периодической газации (Ревда) и отсутствия ее (Свердловск), несмотря на очевидную разницу в микроклиматических условиях, были получены довольно близкие показатели водного режима. С другой стороны отмечается для некоторых видов изменение показателей водного режима в сторону повышения газоустойчивости.

В 1961 г. нами были проведены исследования фракционного состава воды в листьях на 6 древесных породах. В таблице 3 представлены некоторые показатели водного режима по отдельным датам в Свердловске и Ревде. Метеорологические условия в дни исследований и предшествующие им были следующие: 5 июня сильное похолодание, на листьях лежал снег; 5 и 7 сентября дождливая холодная погода. В остальные дни определений преобладала ясная погода с повышенной солнечной радиацией.

Таблица № 3

Некоторые показатели водного режима древесных растений

Породы	Свердловск				
	концентрация клеточного сока, %	общее содержание воды, %	свободная вода, %	связанная вода, %	повреждаемость в газовой камере, %
	5 июня =—1,2°, снег				
Клен ясенелистный	10,4	77,6	24,3	53,3	—
Тополь бальзамический	9,2	76,0	31,2	44,8	—
Ясень пенсильванский	9,2	78,0	31,7	45,3	—
Береза бородавчатая	10,3	71,2	26,4	44,8	—
	17 июня				
Клен ясенелистный	9,4	78,1	40,4	37,7	—
Бузина красная	11,2	78,1	41,4	36,7	—
Тополь бальзамический	12,8	71,5	31,6	39,9	40
Ясень пенсильванский	13,1	74,4	36,2	38,2	40
Береза бородавчатая	15,9	64,4	30,2	34,2	100
Яблоня сибирская	17,6	58,0	17,2	40,7	45
	26 июля				
Клен ясенелистный	12,7	71,6	28,5	43,5	10
Бузина красная	12,4	76,8	38,4	38,0	10
Тополь бальзамический	17,2	66,7	28,9	37,8	15
Ясень пенсильванский	13,3	65,8	28,0	37,0	15
Береза бородавчатая	14,5	52,8	22,4	40,4	75
Яблоня сибирская	17,8	61,8	23,6	38,2	100
	7 сентября				
Клен ясенелистный	18,8	80,3	37,1	43,2	0
Бузина красная	14,0	81,7	35,6	46,1	5
Тополь бальзамический	14,6	75,0	29,8	45,2	50
Ясень пенсильванский	19,8	78,0	30,3	47,3	100
Береза бородавчатая	17,8	70,9	25,1	45,2	100

Породы	Ревда				
	концентрация клеточного сока, %	общее содержание воды, %	свободная вода, %	связанная вода, %	повреждаемость на заводе, %
Клен ясенелистный	—	—	—	—	—
Тополь бальзамический	—	—	—	—	—
Ясень пенсильванский	—	—	—	—	—
Береза бородавчатая	—	—	—	—	—
	15 июня				
Клен ясенелистный	9,3	76,5	39,5	37,0	0
Бузина красная	10,9	78,7	42,3	36,4	0
Тополь бальзамический	13,8	76,4	31,7	43,7	15
Ясень пенсильванский	12,5	75,8	43,8	32,0	10
Береза бородавчатая	12,5	69,3	31,8	37,6	20
	23 июля				
Клен ясенелистный	13,1	73,0	28,1	44,9	0
Бузина красная	11,6	77,1	27,3	49,8	10
Тополь бальзамический	15,7	67,1	28,4	38,7	30
Ясень пенсильванский	18,4	61,6	28,7	32,9	20
Береза бородавчатая	16,6	64,9	28,1	36,8	40
	5 сентября				
Клен ясенелистный	7,8	82,2	38,1	44,1	5
Бузина красная	6,5	84,5	37,5	47,0	10
Тополь бальзамический	10	79,2	30,6	48,6	40
Ясень пенсильванский	11,2	83,1	20,6	62,5	25
Береза бородавчатая	9,6	74,2	27,1	47,1	50

Исследование водного режима 5 июня было предпринято нами в целях изучения влияния выпавшего снега на указанные показатели в связи с наличием некоторой аналогии между выносливостью растений по Л. И. Сергееву (1953) и газоустойчивостью (Николаевский, 1962—1963).

Данные о содержании свободной и связанной воды за 5 июня по сравнению с данными за 17 июня показывают, что в неблагоприятных условиях у наиболее газоустойчивой породы — клена ясенелистного действительно обнаруживается повышенная лабильность водного режима, выражающаяся в более значительном повышении содержания связанной воды за счет сво-

бодной. Повысилась и концентрация сухих веществ. В то же время у менее устойчивых пород (тополь, береза) эти изменения выражены менее резко, а концентрация сухих веществ даже понизилась.

Сравнение динамики водного режима у различных по устойчивости видов показывает, что для слабоповреждаемых газами клена ясенелистного и бузины красной характерно повышенное содержание свободной воды и пониженное — связанной воды и более низкие показатели концентрации клеточного содержимого. Даже в холодный и дождливый осенний период (данные за 5—7 сентября) эта связь сохраняется.

Сравнение полученных данных для условий периодической газации (Ревда) и условий отсутствия ее (Свердловск) показывает, что у древесных пород в первом случае наблюдается несколько большее содержание общей и свободной воды в листьях и меньше связанной. Это также подтверждает наш основной вывод о большей оводненности и повышенном содержании свободной воды у более устойчивых к газам видов.

Кроме приведенных в таблице 3 содержания свободной воды определялось у ряда других пород. Коэффициент корреляции между содержанием свободной воды в листьях и их повреждаемостью кислыми газами равен: $r = -0{,}97$, при достоверности $97{,}0 > 4$. Высокая степень обнаруженной нами связи говорит о важной роли водного режима древесных пород в газоустойчивости. Из всех изученных нами показателей водного режима, а также других физиологических показателей содержание свободной воды в листьях имеет более тесную корреляцию с газоустойчивостью.

Современные представления о роли свободной воды для процессов фотосинтеза, общего обмена веществ и устойчивости белков и биоколлоидов плазмы у растений в неблагоприятных экологических условиях проливают некоторый свет на причины обнаруженных связей по полученным нами данным.

Водный режим играет важную роль (Сисакян, 1940) в обеспечении нормального хода обмена веществ и физиолого-биохимических процессов у растений. Ухудшение водного баланса ведет к усилению гидролитических процессов. Видовая специфичность водного режима (Алексеев, 1948), несомненно, связана с особенностями обмена веществ у растений, а также с их эволюцией и экологической приспособленностью. Выявленная нами физиолого-биохимическая характеристика древесных пород (Николаевский, 1962, 1963) различной газоустойчивости

связана и в значительной мере обеспечивается указанным водным режимом.

Повышенное содержание общей и свободной воды, по-видимому, у указанных пород создает условия преобладания анаэробных восстановительных процессов (чН$_2$ = 12—15). Преобладание в этих условиях (Лупарева, 1958) процессов синтеза белков, по-видимому, с более гидрофильными свойствами объясняет повышенную водоудерживающую способность листьев у этих пород, хотя имеются различия и в поведении устьичного аппарата во время завядания.

Г. Количество окисляемых веществ в листьях и хвое древесных пород в связи с их газоустойчивостью

Для проверки выводов Н. П. Красинского (1950), а также сравнения газоустойчивости отдельных пород нами определялось параллельно с изучением фотосинтеза количество окисляемых веществ. Учитывая возражения против этого метода, мы провели определения количества окисляемых веществ у тополя бальзамического и яблони сибирской в 10-кратной повторности. Статистическая обработка полученных данных позволяет отметить, что средняя ошибка среднеарифметической величины составляет ±1,5 мл, а точность опыта — в пределах ±1,3—2,1% (яблоня ±1,3%, тополь = ±2,1%). Следовательно, полученные этим методом данные обладают для исследований достаточной точностью.

Окончательное суждение об этом методе может быть сделано только после изучения качественного состава окисляемых веществ в различных фракциях, что мы надеемся определить в будущем.

Так как ранее нами была установлена связь газоустойчивости с водным режимом и в частности с общим содержанием воды в листьях (Николаевский, 1963), расчет количества окисляемых веществ в них определялся на сырой вес. Это дает более четкую дифференциацию древесных пород по содержанию их в связи с газоустойчивостью.

В исследованиях Д. Н. Ванифатова (1959), Железновой-Каминской (1953), Н. П. Красинского (1950) количество окисляемых веществ определялось спорадически 2—3 раза в лето в утренние часы. Нами были проведены определения их 3 раза в течение дня для выявления дневной динамики (Николаевский, 1963).

Таблица № 4

Количество окисляемых веществ в листьях и некоторые анатомические особенности строения их у древесных пород

Виды	Количество окисляемых веществ по Н. П. Красинскому				Повреждаемость листьев, в %		Отношение Нп/Нг	Вентилируемость, %	Число устьиц на 1 мм²
	в водонерастворимой фракции		общее количество						
	на 1 гр сырого веса	на 1 гр сухого веса	на 1 гр сырого веса	на 1 гр сухого веса	в газовой камере	на заводах			
II группа пород									
Клен ясенелистный	12,2	44	21,4	77,5	10	5	1,2	5	510
Тополь канадский	12,1	39,0	27,3	98,0	5	—	3,09	10	208/67*
Средние показатели	12,15	41,5	24,3	82,5	7,5	—	2,1	7,5	397
III группа пород									
Бузина красная	13,7	55	26,4	105	—	6	—	—	—
Бересклет европейский	12,9	38	26,1	79	10	10	1,04	40	298
Снежноягодник	15,6	41	28,6	75	15	8	1,74	50	93
Лох серебристый	16,1	55	39,7	135	14	10	—	—	—
Жимолость татарская	14,5	39	32,0	85	18	7	1,21	10	316
Жимолость золотистая	8,5	23	28,9	80	5	—	—	—	—
Ива козья	24,5	61	36,9	91	15	9	1,31	5	396
Дуб черешчатый	24	71	31,5	93	11	—	1,25	35	510
Клен остролистный	—	—	—	—	15	—	0,98	25	370
Вяз обыкновенный	19,1	53	26,2	72,8	18	15	0,93	30	530
Средние показатели	16,5	48,4	30,7	90,6	14	9,3	1,37	28	351

Виды	Количество окисляемых веществ по Н. П. Красинскому				Повреждаемость листьев, в %		Отношение Нп/Нг	Вентилируемость, %	Число устьиц на 1 мм²
	в водонерастворимой фракции		общее количество						
	на 1 гр сырого веса	на 1 гр сухого веса	на 1 гр сырого веса	на 1 гр сухого веса	в газовой камере	на заводах			
IV группа пород									
Сирень мохнатая	12,4	38,5	27,4	85	23	15	0,58	50	206
Клен гинала	66	152,0	81,8	188	12	26	0,72	15	—
Магония	22,9	51	46,6	103	25	—	1,1	45	362
Сирень обыкновенная	12,6	39	31,6	98	28	15	1,41	15	347/40
Облепиха	22,5	70,0	45	140	40	—	0,99	60	600/8
Акация кустарниковая	12,8	40,0	26,9	83	25	22	0,9	35	214
Вяз мелколистный	—	—	—	—	20	20	1,26	45	229
Клен татарский	27,7	64	54,3	126	28	—	1,22	25	528
Бересклет бородавчатый	—	—	—	—	30	25	0,6	26	333
Ольха черная	22,3	56	31,3	78	38	20	0,73	25	436
Тополь бальзамический	11,4	36,8	23,7	76,5	40	34	0,81	30	130/30
Плоскосемянник	—	—	—	—	40	25	1,19	55	116
Лещина	—	—	—	—	36	—	0,61	65	132
Средние показатели	23,3	60,7	40,9	108,5	29	22	0,93	38	285
V—VI группа пород									
Чубушник	—	—	—	—	35	—	0,41	45	235/57
Кизильник	21,3	52,4	32	78,5	49	20	0,92	40	225
Арония черноплодная	16,5	41,0	25,7	64	34	40	0,81	55	159
Акация желтая	11,8	34,2	34,5	100	35	55	0,56	40	350
Осина	10,8	32,6	27,5	83	56	28	1,45	25	315
Ясень пенсильванский	15,2	50	25	82	53	23	0,84	60	250

Виды	Количество окисляемых веществ по Н. П. Красинскому				Повреждаемость листьев, в %		Отношение Нп/Нг	Вентилируемость, %	Число устьиц на 1 мм²
	в водонерастворимой фракции		общеее количество						
	на 1 гр сырого веса	на 1 гр сухого веса	на 1 гр сырого веса	на 1 гр сухого веса	в газовой камере	на заводах			
Липа мелколистная	16,2	50	25,7	80	46	25	1,42	60	258
Барбарис обыкновенный	14,0	—	26,5	—	62	15	0,38	40	161
Яблоня сибирская	32,5	85	51,4	135	46	25	1,24	75	177
Средние показатели	17,3	43,2	30,9	72,7	46	29	0,82	48	254
VII группа пород									
Спирея калинолистная	23,5	70	37	108	67	20	—	—	—
Роза морщинистая	—	—	—	—	81	25	0,59	—	840
Смородина золотистая	30,0	94	55	173	63	22	—	—	—
Груша уссурийская	29,9	86	42,3	121	68	30	0,72	—	177
Боярышник сибирский	—	—	51,4	125	66	35	0,46	70	161
Дерен белый	22,2	63,5	57	163	68	35	0,87	40	465
Тополь печальный	—	—	—	—	73	32	0,59	60	260
Рябина обыкновенная	25,2	75	36,6	109	73	37	1,71	35	223
Рябинник рябинолистный	43,6	131	54,8	165	82	—	1,1	40	503
Береза бородавчатая	31,7	89	41,1	116	87	35	0,90	60	332
Орех манчжурский	22,4	60	43	115	85	—	0,6	45	256
Сирень амурская	—	—	—	—	70	—	0,95	40	251
Средние показатели	25,4	73,8	46,5	125	74	30	0,78	49	257
Коэффициент корреляции Ч	0,39		0,54				—0,47	0,45	—0,50
Статистическая достоверность $Ч/m_r$	3,17		7,7				3,7	3,2	4,2

* Под дробью — количество устьиц с верхней стороны листа.

В течение дня количество окисляемых веществ в листьях изменяется. В большинстве случаев среди дня наблюдается увеличение их содержания в листьях. Это, по-видимому, связано с процессами ассимиляции и диссимиляции в растениях. Для клена характерно пониженное содержание окисляемых веществ в листьях и меньшая амплитуда колебания их количества в течение дня. Для березы и яблони — наоборот, более высокое содержание окисляемых веществ и большая амплитуда дневных колебаний в их содержании.

Коэффициент корреляци между повреждаемостью и общим количеством окисляемых веществ равен 0,39, а с количеством окисляемых веществ водонерастворимой фракции — 0,54. Сравнение полученных нами показателей с данными Д. Н. Ванифатова (1950), М. А. Железновой-Каминской (1953), Н. П. Красинского (1950) показало, что для многих древесных растений получены совпадающие или почти совпадающие показатели количества окисляемых веществ. Но для некоторых видов (клен ясенелистный, снежноягодник) обнаруживаются существенные различия. Интересно, что у клена ясенелистного более низкое количество окисляемых веществ, полученное нами, сопровождается более высокой газоустойчивостью его в условиях Среднего Урала. Имеются данные, когда при одинаковом количестве окисляемых веществ в водонерастворимой фракции у ряда пород (клен ясенелистный и тополь бальзамический, лох серебристый и липа мелколистная) они иногда существенно различаются по газоустойчивости. В то же время нужно помнить, что газоустойчивость является функцией не только окисляемости клеточного содержимого, но и других физиолого-биохимических показателей, а также анатомо-морфологического строения листьев.

Данные по количеству окисляемых веществ у отдельных древесных пород, полученные нами в трех пунктах Среднего Урала, близки. Это объясняется близким сходством экологических условий в указанных пунктах исследований.

Д. Исследования газоустойчивости хвойных пород

Большинство исследователей (Илюшин, 1953; Красинский, 1937, 1950; Крокер, 1950; Кротова, 1959; Сабашников, 1911; Jahnel, 1954), изучавших газоустойчивость растений, пришло к выводу о слабой устойчивости к кислым газам хвойных древесных пород. Эти выводы обычно подкрепляются примерами

быстрого выпадения хвойных из городских зеленых насаждений по сравнению с лиственными, а также отсутствием в этих условиях у деревьев хвои старших возрастов.

Причиной низкой устойчивости хвойных пород считается наличие у них продолжительного срока жизни хвои. Приведенные в табл. 2 некоторые показатели ОВП и ОВА, водного режима и количества окисляемых веществ на первый взгляд находятся в противоречии с их низкой газоустойчивостью, учитывая изложенные выше выводы о газоустойчивости лиственных пород. По литературным данным (Иванов, 1936; Савина 1941) хвойные характеризуются пониженной интенсивностью фотосинтеза по сравнению с лиственными. По-видимому, это побудило предположить Н. Г. Кротову (1959), что газоустойчивость у растений должна быть связана с повышенной интенсивностью фотосинтеза.

В наших опытах в газовой камере мы неоднократно подвергали фумигации наряду с лиственными и хвойные породы. При этом была обнаружена слабая повреждаемость хвои любых возрастов у изучаемых хвойных пород, за исключением лиственницы Сукачева, у которой очень сильно повреждалась хвоя, расположенная на побегах текущего года, и значительно меньше — на побегах предыдущих лет. Однолетняя хвоя у остальных пород не повреждалась газами, двухлетняя в среднем на 19%. В то же время лиственные породы в зависимости от устойчивости повреждались от 5 до 90—100%.

Таким образом, если придерживаться в оценке устойчивости древесных растений только результатов опытных окуриваний, то следовало бы признать все хвойные породы слабо повреждаемыми по терминологии Н. П. Красинского (1950), за исключением лиственницы Сукачева. В то же время эта оценка не совпадает с их действительной устойчивостью в зеленых насаждениях больших городов и промышленных объектов, где хвойные гибнут в первую очередь.

Для разрешения этого противоречия мы попытались в 1961 г. определить некоторые физиолого-биохимические показатели хвои 1-го и 2-го года у 6 пород.

Были проведены определения окислительно-восстановительного потенциала (ОВП) содержания аскорбиновой кислоты и окислительно-восстановительной активности (ОВА), содержание общей воды и водоудерживающей способности. Кроме того, изучалась концентрация клеточного сока и количество окисляемых веществ. Все эти определения проводились в Ботаниче-

ском саду Института биологии УФАНа СССР 3 раза за лето в четырехкратной повторности.

Для анализов хвоя отбиралась с одного и того же дерева с середины южной стороны кроны. Анализы проводились в дни с повышенной солнечной радиацией в 8 часов утра.

В таблице 2 представлены средние за лето 1961 г. показатели ОВП, ОВА и водного режима. Результаты анализов показали, что по показателям содержания аскорбиновой кислоты, ОВА и ОВП однолетняя хвоя хвойных пород близка к наиболее газоустойчивым лиственным (клен ясенелистный). Количество окисляемых веществ в ней по сравнению с лиственными не превышает уровень их содержания у слабо- и слабо-среднеповреждаемых пород, по терминологии Н. П. Красинского (1950). То же самое можно сказать о показателях водного режима хвои.

В свете наших данных (Николаевский, 1963), характеризующих степень газоустойчивости лиственных пород, хвойные по приведенным показателям (табл. 2) должны считаться слабо- или слабо-среднеповреждаемыми, что подтвердилось опытами по фумигации хвойных пород в газовой камере. В действительности — хвоя текущего года у всех хвойных не повреждается газами. Для них характерны повышенная оводненность, пониженная концентрация клеточного сока, повышенная водоудерживающая способность по сравнению с двухлетней, повреждаемой в среднем на 19%.

Существенные, на наш взгляд, различия между хвоей разного возраста у всех пород хорошо проявились по содержанию аскорбиновой кислоты, окислительно-восстановительной активности, по количеству окисляемых веществ и показателям водного режима.

У двухлетней хвои почти всех пород по сравнению с однолетней наблюдается изменение физиолого-биохимических показателей, что коррелирует с их повреждаемостью.

Ошибка заключается в том, что, устанавливая газоустойчивость отдельных пород по результатам обследования состояния зеленых насаждений, мы сравниваем методически несравнимые в возрастном отношении листовые органы растений. У лиственных пород повреждения возникают на листьях текущего года, а у хвойных (кроме лиственницы) обнаруживаются по опадению хвои старших возрастов. Сравнение это неправильно, так как обычно в условиях медеплавильных заводов хвоя опадает в начале 3-го года, иногда в конце второго. В гибели хвои, сле-

довательно, суммировано действие газов в течение 2—3 лет, тогда как у лиственных — в течение всего нескольких месяцев (2—4 месяца). Таким образом, если принять во внимание возраст ассимилирующих органов, то следует признать, что хвойные потенциально даже более устойчивы к газам, чем лиственные. По-видимому, по этим же соображениям Л. А. Иванов (1936) считал хвойные породы газоустойчивыми. Этим разрешается другое более серьезное противоречие между низкой интенсивностью фотосинтеза и низкой газоустойчивостью. Следовательно, к однократному воздействию кислых газов даже высоких концентраций хвойные более резистентны, чем лиственные породы. Тем самым окончательно подтверждается наш вывод о зависимости газоустойчивости от интенсивности физиологических процессов и их направленности. С другой стороны, необходимо различать в газоустойчивости условия воздействия кислых газов и определять ее с учетом этих условий. Целесообразно различать действие разовых высоких концентраций от длительных по календарному времени, но периодических по характеру воздействия слабых концентраций кислых газов. В первом случае после газовой атаки мы обнаруживали довольно значительные повреждения на лиственных породах и очень слабые на хвойных. Во втором случае, наряду с достаточно четкой дифференциацией повреждений у лиственных пород, они более значительны у хвойных, выражающихся в опадении хвои 5, 4 и 3 года.

Причиной быстрой гибели хвойных насаждений вблизи медеплавильных заводов является продолжительный срок жизни хвои. Накопляющиеся уже в течение первых двух лет токсические соединения в ней приводят к отмиранию хвои. Остающаяся на дереве одно- и двухлетняя хвоя не способна обеспечить нормального роста и развития дерева, т. к. первая начинает нормально фотосинтезировать лишь в середине лета, а вторая уже значительно ослаблена накопленными токсическими веществами. Так же подтвердилась роль водного режима для газоустойчивости древесных растений.

Е. Анатомо-морфологическое строение листьев древесных пород в связи с их газоустойчивостью

Физиолого-биохимические исследования древесных растений естественно необходимо было дополнить изучением анатомических особенностей листьев, учитывая наши выводы о важной роли интенсивности физиологических процессов для газоустой-

чивости растений, а также работы устьичного аппарата. На важную роль анатомо-морфологического строения листьев в газоустойчивости указывают многие исследователи (Иванов, 1936; Князева, 1950; Красинский, 1950; Томас, 1962; Jahnel, 1954). С другой стороны (Благовещенский, 1961; Василевская, 1954; Любименко, 1928) установлено, что анатомо-морфологическое строение листьев является внешним выражением физиолого-биохимических процессов, свойственных данному виду. Это заставляет нас предполагать, что при изучении анатомического строения листьев, кроме проверки выводов Е. И. Князевой (1950), Томаса (1962) и др. авторов, можно будет в некоторой степени проверить наши собственные выводы, изложенные выше.

Исследования по анатомии строения листьев древесных растений преследовали три цели:

1) выявление особенностей строения листьев, способствующих повышению или понижению скорости газообмена, а следовательно, и повреждаемости их газами;

2) проверка выводов о роли физиолого-биохимических процессов в газоустойчивости по данным анатомо-морфологического строения листьев;

3) изучение влияния кислых газов на анатомо-морфологическое строение листьев древесных пород.

Проведенные исследования как на 5 древесных породах в Красноуральске (табл. 5), так и затем на 42 видах в Свердловске (табл. 4) позволяют отметить характерные особенности строения листьев, определенно связанных с газоустойчивостью, К ним относятся: число устьиц на 1 мм^2, отношение высоты палисадной ткани к высоте губчатой (Нп/Нг) и вентилируемость губчатой паренхимы по Е. И. Князевой (1950). Газоустойчивым древесным растениям (клен ясенелистный и др.) свойственны бо́льшее число устьиц на 1 мм^2 поверхности листа, отношение Нп/Нг выше 1 и наименьшая вентилируемость. Установленные Е. И. Князевой (1950) и нами особенности анатомического строения листьев у газоустойчивых растений подтверждают наш основной вывод о роли интенсивности и направленности физиолого-биохимических процессов для газоустойчивости. Указанные показатели говорят о пониженной интенсивности газообмена у газоустойчивых растений. Причиной довольно четко выраженной газоустойчивости древесных растений с анатомо-морфологическим строением листьев заклю-

Таблица № 5

Характеристика устьичного аппарата у древесных пород

Порода	Вариант	Размеры в микронах					
		число устьиц на 1 мм² листа	длина устьиц	ширина устьиц	длина устьичной щели	толщина листа	отношение Нп/Нг
Клен яснелистный . . .	Опыт	960	17,9	12,2	10,4	129,0	1,58
	Контроль	510	27,0	15,0	14,2	148,0	1,18
Тополь бальзамический низ	Опыт	201	29,9	17,2	17,3		
верх		60	28,7	18,1	16,4	214	1,01
низ	Контроль	137	32,1	19,7	21,0		
верх		40	34,0	22,0	19,0	210	0,76
Осина	Опыт	350	25,2	18,6	14,7	150,3	1,4
	Контроль	300	25,1	19,8	13,9	154,6	1,13
Яблоня сибирская . . .	Опыт	300	31,6	23,0	18,1	218,1	0,67
	Контроль	270	32,0	23,0	17,5	292,9	1,3
Береза бородавчатая . .	Опыт	232	28,4	19,8	18,0	116,2	0,83
	Контроль	210	32,1	23,8	19,7	182	0,71

чается в том, что она является выражением внутренних физиолого-биохимических процессов растений.

В результате анатомических исследований была установлена причина высокой устойчивости лоха серебристого, заключающаяся в том, что зонтикообразные выросты кутикулы с обоих сторон листа у него понижают скорость газообмена. По большинству же физиолого-биохимических показателей он должен быть отнесен к неустойчивым видам.

Сравнение особенностей анатомического строения листьев в условиях периодической газации и отсутствия ее показало, что у древесных пород наблюдается усиление ксерофитизации листьев. Она выражается в уменьшении размеров листьев, увеличении числа устьиц и уменьшении их размеров, в уменьшении толщины листа, толщины палисадной ткани и губчатой паранхимы, в увеличении отношения Нп/Нг.

Указанные изменения в строении листьев под влиянием периодического задымления и более жестких микроклиматических условий говорят об адаптации растений к условиям среды. С другой стороны характер этих изменений и в особенности отношения Нп/Нг еще раз подтверждает важное значение сокращения скорости газообмена для повышения газоустойчивости.

Более четко выраженная ксерофитизация листьев у клена ясенелистного в сравнении с другими породами заставляет предполагать наличие у него более высокой экологической пластичности. Подобный вывод о клене был сделан нами также на основании изучения физиологических показателей.

Сопоставление наших данных с литературными (Болховских, 1955; Василевская, 1938) дает возможность сделать вывод о некоторой аналогии в изменениях анатомического строения листьев под влиянием неблагоприятных условий среды: засухи и влияние газов.

Сравнение анатомо-морфологической характеристики листьев пяти древесных пород (табл. 5), более подробно изученных в физиологическом отношении (табл. 1, 2), дает возможность предполагать, что усиление интенсивности физиологических процессов у последних можно связывать с определенным строением листьев. Для яблони и березы характерны пониженное отношение Нп/Нг, повышенная вентилируемость, что коррелирует с преобладанием аэробных процессов. Одновременно этим породам свойственны большая интенсивность физиологических процессов (фотосинтез и дыхание). Следовательно, даже по анатомическому строению листьев можно правильно судить о газоустойчивости древесных пород, принимая во внимание эту связь и наш вывод (Николаевский, 1963) о причинах низкой устойчивости растений с повышенной интенсивностью физиологических процессов.

Заключение

Выполненные нами исследования в трех пунктах Среднего Урала (Николаевский, 1962, 1963, 1964) позволили углубить и развить представления K. Noacka (1924) и Н. П. Красинского (1950) о причинах различной газоустойчивости растений, а также о механизмах поступления и действия кислых газов.

1. Исследованиями было установлено, что между интенсивностью физиологических процессов в листьях растений (фотосинтез, дыхание) и газоустойчивостью имеется статистически достоверная обратная корреляция. Интенсивность фотодинамических окислительных процессов, возникающих в листьях растений под влиянием SO_2 на свету, по-видимому, находится в связи с активностью ферментных систем растений в нормальных условиях произрастания. Газоустойчивые древесные породы, обладающие пониженной интенсивностью фотосинтеза и дыха-

ния, слабее повреждаются кислыми газами. Для неустойчивых пород характерно обратное.

2. Некоторую механическую роль в снижении скорости газообмена, а, следовательно, и накоплении токсических газов листом могут выполнять устьица. Меньшая степень открытия устьиц в течение дня у клена ясенелистного хорошо коррелирует как с пониженной интенсивностью фотосинтеза, так и с низкой повреждаемостью.

3. Наши исследования подтвердили вывод В. А. Гусевой (1950) о значении окислительно-восстановительного потенциала (ОВП) растений; газоустойчивым видам свойственны пониженные показатели Eh и $чH_2$. Это в свою очередь говорит о различной и специфической направленности физиологических процессов в листьях растений, обладающих различной газоустойчивостью. Для устойчивых видов, по-видимому, характерно образование метаболитов с более высокими редуцирующими свойствами. Повышенные редуцирующие свойства клеточного содержимого у газоустойчивых растений засталяют предполагать наличие у них активных восстановительных процессов, предотвращающих окисление клеточного субстрата.

4. Пониженная интенсивность физиологических процессов у устойчивых растений при одновременно пониженных окислительных и более высоких редуцирующих свойствах протоплазмы подтверждается нашими данными по содержанию аскорбиновой кислоты и окислительно-восстановительной активности (ОВА) листьев.

5. Изучение некоторых физиологических процессов и показателей (ОВП, ОВА, водный режим) у хвойных пород показало, что за исключением лиственницы Сукачева, все они (1- и 2-летняя хвоя) близки по указанным характеристикам к газоустойчивым лиственным растениям (клен ясенелистный). Это побудило нас подвергнуть искусственной фумигации ветви хвойных пород в газовой камере. При этом была обнаружена высокая устойчивость к разовым воздействиям кислых газов всех хвойных растений, за исключением лиственницы Сукачева. Следовательно, с одной стороны подтвердились наши выводы, полученные при изучении газоустойчивости лиственных пород, с другой стороны установлена методическая неравноценность в возрастном отношении ассимиляционных органов у лиственных и хвойных растений. Действительно: под влиянием кислых газов повреждения у первых возникают на листьях, имеющих возраст 2—3 месяца, а у вторых — 3—4—5 лет. В течение того

же времени происходит накопление вредных соединений в ассимиляционных органах этих пород при периодическом задымлении. Так как ожоги хвои у хвойных растений являются следствием влияния газов в течение 3 и более лет, а у лиственных в течение 2—3 месяцев, следует признать первые более устойчивыми к разовым действиям кислых газов, а лиственные — менее.

Быстрая гибель хвойных пород вблизи промышленных предприятий и в крупных городах объясняется тем, что оставшаяся на дереве одно- и двухлетняя хвоя не способна обеспечить рост и развитие его, так как многие физиологические и биохимические процессы в двухлетней хвое частично или полностью ингибированы токсическими соединениями, а однолетняя начинает нормально функционировать лишь с середины лета.

6. Изучение водного режима листьев древесных растений показало, что для газоустойчивых видов характерны повышенное содержание общей и свободной воды, пониженная концентрация клеточного содержимого и повышенная водоудерживающая способность. По указанным показателям хвойные растения близки, за исключением лиственницы, к наиболее устойчивым лиственным.

7. Нами установлена статистически достоверная прямая корреляционная связь между содержанием свободной воды в растениях и газоустойчивостью. Это в свою очередь объясняет причины положительного влияния увлажнения на газоустойчивость растений (Бабкина, 1959).

8. Изучение количества окисляемых веществ в листьях древесных растений показало, что между содержанием их в водонерастворимой фракции и газоустойчивостью пород имеется статистически достоверная обратная связь. В то же время у некоторых видов указанный показатель не может характеризовать их устойчивость. Так, например, тополь канадский и лох серебристый по количеству окисляемых веществ должны быть отнесены к первой в третью группу пород, второй — в седьмую группу по повреждаемости. Лишь благодаря особенностям анатомического строения, способствующим у обоих видов сокращению скорости газообмена, они проявляют высокую газоустойчивость.

9. Количество окисляемых веществ в листьях в течение вегетационного периода увеличивается. Осенью в связи с похолоданием и отмиранием листьев вновь содержание их падает.

Более значительно увеличение содержания окисляемых веществ в течение лета выражено у менее устойчивых пород.

10. Наши исследования показали, что количество окисляемых веществ в листьях изменяется и в течение дня. В большинстве случаев максимальное количество их наблюдается в полдень. Дневные колебания в содержании окисляемых веществ в листьях сильнее выражены у березы и яблони, т. е. растений, обладающих повышенной интенсивностью физиологических процессов.

11. Совпадение для неустойчивых к газам древесных пород таких особенностей, как высокая интенсивность физиологических процессов, повышенное содержание окисляемых веществ, при одновременно более высокой амплитуде колебаний в течение дня, на наш взгляд, не случайно. Из теории газоустойчивости Н. П. Красинского (1950) следует, что растения, обладающие большим содержанием окисляемых веществ и более легко окисляющихся, являются и наименее газоустойчивыми. Установленная нами статистически достоверная обратная связь между интенсивностью фотосинтеза и газоустойчивостью растений проливает свет на причины такой же связи между количеством окисляемых веществ в листьях и газоустойчивостью. Можно предполагать, что именно повышенная интенсивность физиолого-биохимических процессов у определенной группы растений является с одной стороны источником высокого содержания окисляемых веществ и с другой стороны высокой скорости их окисления под влиянием кислых газов и света.

12. Результаты наших исследований заставляют рекомендовать расчет количества окисляемых веществ в листьях растений производить не на сухой, а на сырой вес, так как при этом выявляются более четко различия у растений по указанному показателю. Причина этого явления заключается в том, что при этом как бы механически учитывается корреляционная связь между водным режимом и газоустойчивостью растений.

13. Изучение особенностей анатомического строения листьев лиственных пород позволило установить статистически достоверные связи между числом устьиц на 1 мм^2, вентилируемостью, отношением высоты палисадной ткани к высоте грубчатой (Нп/Нг) и газоустойчивостью. Листья древесных растений, слабо повреждаемых кислыми газами, характеризуются большим числом устьиц на 1 мм^2, пониженной вентилируемостью и отношением Нп/Нг $>$ 1. Для сильноповреждаемых пород характерно обратное.

14. Выявленные Е. И. Князевой (1950) и нами анатомо-морфологические особенности строения листьев газоустойчивых растений подтверждают основной вывод о более низкой интенсивности газообмена и физиолого-биохимических процессов у них. Действительно, меньшая вентилируемость губчатой паренхимы, большая величина отношения Нп/Нг и специфическая работа устьичного аппарата листьев способствует снижению скорости газообмена у газоустойчивых пород. В этом мы видим проявление диалектического единства содержания и формы, т. е. в нашем случае физиолого-биохимической видовой характеристики растений и их анатомо-морфологического строения.

15. Поглощение кислых газов растениями не остается для них бесследным. Низкие концентрации кислых газов вызывают снижение pH клеточного содержимого, нарушают нормальный ход биохимических процессов, понижают фотосинтез. Высокие концентрации сернистого газа вызывают, кроме внешне видимых повреждений, более существенные изменения pH и буферных систем протоплазмы, почти полностью прекращается фотосинтез, усиливаются процессы диссимиляции, нарушается водный режим, уменьшается количество окисляемых веществ, изменяется режим работы устьичного аппарата листьев. Гибель отдельных клеток и частей листа несомненно является следствием далеко зашедших необратимых процессов фотодинамического окисления ферментных систем, белков, биоколлоидов и органоидов клетки.

16. Периодическое влияние кислых дымовых газов вызывает в листьях древесных растений определенные изменения физиолого-биохимических процессов и анатомо-морфологического строения. Характер этих изменений (повышение редуцирующих свойств протоплазмы, понижение интенсивности физиологических процессов, ксерофитизация) позволяют отметить у растений наличие приспособляемости и к этому новому экологическому антропогенному фактору.

17. Повышенная физиологическая и анатомо-морфологическая пластичность клена ясенелистного по сравнению с неустойчивыми к газам растениями (береза, яблоня) способствуют проявлению им высокой газоустойчивости. С другой стороны отмеченное свойство клена заставляет предполагать, что успешно акклиматизирующиеся древесные растения в большинстве случаев должны быть газоустойчивыми. Это подтвердилось в наших исследованиях: интродуцированные виды в

процентном выражении преобладают среди устойчивых групп растений, а местные среди неустойчивых.

18. Наши исследования позволили уточнить газоустойчивость 44 лиственных пород в условиях Среднего Урала. Сравнение шкал газоустойчивых древесных растений различных авторов показало, что наиболее приемлемой из них для Среднего Урала, кроме нашей, является шкала В. В. Шаблиовского (1937). Следует также отметить, что ассортименты Н. П. Красинского и Е. И. Князевой (1950) более универсальны и приемлемы по сравнению со шкалами других авторов.

Составленная нами шкала газоустойчивости древесных растений на основании опытных фумигаций и повреждаемости их в районах медеплавильных комбинатов может использоваться при подборе устойчивых древесных пород для озеленения промышленных объектов и жилых районов вблизи заводов с повышенной концентрацией кислых газов в атмосферном воздухе.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ ИЗЛОЖЕНО В СЛЕДУЮЩИХ РАБОТАХ АВТОРА:

1. Эколого-физиологические исследования газоустойчивости древесно-кустарниковых пород в условиях города Красноуральска. Доклады первой научной конференции молодых специалистов-биологов. Институт биологии УФАН. 1962 г.

2. О показателях газоустойчивости древесных растений. Труды Института биологии УФАН СССР. в-31, 1963.

3. Влияние сернистого ангидрида на древесные растения в условиях Свердловской области. Охрана природы на Урале, в-IV, 1964.

4. Анатомо-морфологическое строение листьев древесных растений в связи с их газоустойчивостью. (в печати).

5. Газоустойчивость хвойных пород на Среднем Урале. (в печати).

6. Некоторые закономерности окислительно-восстановительных процессов у древесных растений в связи с газоустойчивостью. Труды Уральской научной конференции по экологии и физиологии древесных растений, посвященные памяти члена-корреспондента АН СССР Л. А. Иванова. Институт биологии УФАН СССР. 1964 (в печати).

7. Вопросы водного режима древесных растений в связи с их газоустойчивостью. Труды Уральской научной конференции по экологии и физиологии древесных растений, посвященные памяти члена-корреспондента АН СССР Л. А. Иванова. Институт биологии УФАН СССР. 1964 (в печати).

НС 23036 16/III-64 г. Тираж 170 Заказ 160

Свердловская типография № 1 Облполиграфиздата, г. Свердловск, Дом промышленности