

Пол Д. Крамер, Т. Т. Козловский

**Физиология древесных
растений**

**Москва
«Книга по Требованию»**

УДК 57
ББК 28
П49

П49 **Пол Д. Крамер**
Физиология древесных растений / Пол Д. Крамер, Т. Т. Козловский – М.:
Книга по Требованию, 2013. – 462 с.

ISBN 978-5-458-27404-3

Авторы - известные американские физиологи рассматривают все жизненные процессы, происходящие в деревьях: фотосинтез, дыхание, биохимизм, тропизм, рост и развитие растений, в том числе регуляторы роста. Изложены строение деревьев и взаимодействие древостоев со средой. Значительное место отведено описанию экологической физиологии, изучающей влияние экологических факторов на физиологические процессы. Книга предназначена для студентов и научных работников, специалистов лесного хозяйства, охраны природы.

ISBN 978-5-458-27404-3

© Издание на русском языке, оформление
«YOYO Media», 2013

© Издание на русском языке, оцифровка,
«Книга по Требованию», 2013

Эта книга является репринтом оригинала, который мы создали специально для Вас, используя запатентованные технологии производства репринтных книг и печати по требованию.

Сначала мы отсканировали каждую страницу оригинала этой редкой книги на профессиональном оборудовании. Затем с помощью специально разработанных программ мы произвели очистку изображения от пятен, клякс, перегибов и попытались отбелить и выровнять каждую страницу книги. К сожалению, некоторые страницы нельзя вернуть в изначальное состояние, и если их было трудно читать в оригинале, то даже при цифровой реставрации их невозможно улучшить.

Разумеется, автоматизированная программная обработка репринтных книг – не самое лучшее решение для восстановления текста в его первоизданном виде, однако, наша цель – вернуть читателю точную копию книги, которой может быть несколько веков.

Поэтому мы предупреждаем о возможных погрешностях восстановленного репринтного издания. В издании могут отсутствовать одна или несколько страниц текста, могут встретиться невыводимые пятна и кляксы, надписи на полях или подчеркивания в тексте, нечитаемые фрагменты текста или загибы страниц. Покупать или не покупать подобные издания – решать Вам, мы же делаем все возможное, чтобы редкие и ценные книги, еще недавно утраченные и несправедливо забытые, вновь стали доступными для всех читателей.



Серия Книжный Ренессанс

www.samizday.ru/reprint

ваются важные вегетативный и половой способы размножения, иллюстрирующие к тому же интересные и важные физиологические процессы.

Эта книга представляет собой пересмотренное, расширенное и дополненное современными данными издание двух ранее опубликованных книг "Физиология деревьев" (в 1963 г. издана на русском языке) и "Рост и развитие древесных растений" (в 2-х томах, 1971 г.). В книге рассматривается физиология древесных пород, используемых в озеленении, а также лесных и садовых деревьев. Это объясняется тем, что у всех видов древесных и травянистых растений одинаковы физиологические процессы.

В этой книге мы использовали данные мировой литературы, чтобы сделать работу более авторитетной и хорошо документированной. Многие ссылки относятся к современным работам, но цитируются также и старые статьи, исторически интересные или содержащие данные, которых нет в современных работах. В течение двух десятилетий, прошедших с момента выхода в свет "Физиологии деревьев", опубликованы многочисленные статьи. Нами приведена лишь часть литературы, которая непосредственно относится к обсуждаемой проблеме. Несмотря на огромное количество исследований и публикаций, ощущается недостаток информации по некоторым важным темам, многие вопросы остаются нерешенными. Имеются и противоположные точки зрения по одной и той же проблеме. В таких случаях мы даем собственную интерпретацию, исходя из имеющихся в нашем распоряжении данных. Следует отметить, что новые сведения, на основании которых делаются заключения, нуждаются в проверке, поэтому надеемся, что читатели будут готовы изменить свою точку зрения, если в этом возникнет необходимость.

В тексте использованы общепринятые названия для хорошо известных видов и латинские названия для менее распространенных видов.

ЗНАЧЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

В противоположность книгам по лесоводству и садоводству, которые описывают как деревья вырастить, эта книга дает представление о том, как деревья растут, т.е. в ней рассматривается физиология древесных растений любой величины. Из-за их больших размеров, продолжительной жизни и относительно небольшого отношения фотосинтезирующей ткани к нефотосинтезирующей дерева будут нами наиболее часто использоваться в качестве примеров. Тем не менее основные физиологические процессы сходны у всех семенных растений, поэтому то, что говорится о деревьях, применимо и к кустарникам с учетом их размеров и продолжительности жизни.

На различных этапах развития человеческого общества деревья для людей имели разное значение. Для наших предков они были источником топлива и убежищем, а иногда и предметом поклонения. Для владельцев домов они создавали летом приятную тень, хотя осенью они причиняли им неприятности, осыпая газоны листьями. Лес был единственным источником топлива. В дальнейшем, когда другие виды топлива станут менее доступны, деревья вновь смогут стать важным его источником. Для работников лесопаркового строительства деревья являются декоративными объектами ландшафта. Защищая бассейны рек и дичь, они обеспечивают приятный отдых для любителей природы и спортсменов. Деревья служат источником сырья для бумажной и деревообрабатывающей промышленности. Садоводы изучают деревья как источник плодов. Для физиологов деревья являются сложными биохимическими фабриками, которые вырастают из семян и буквально строят сами себя. Поэтому физиологи интересуются многочисленными метаболическими процессами, которые в совокупности обеспечивают то, что мы называем ростом.

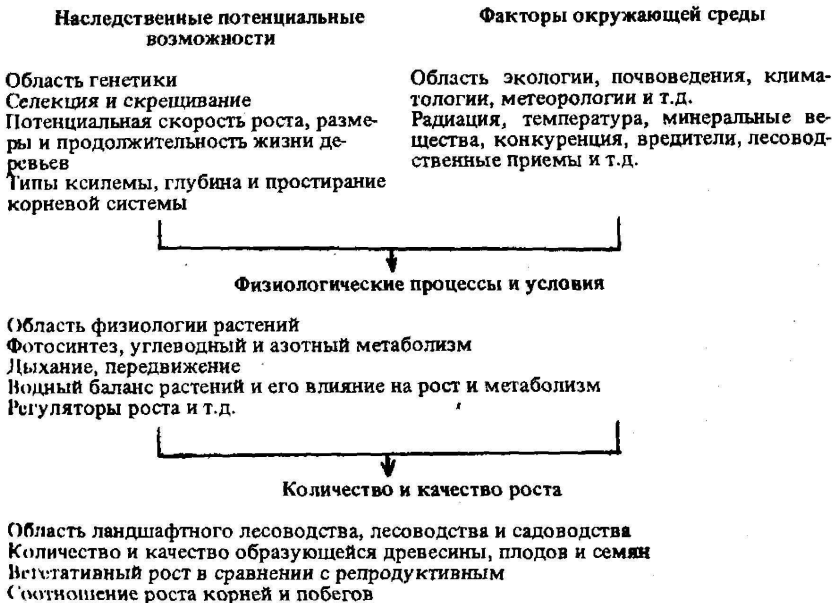
Об интенсивности синтезирующих процессов деревьев дают представления данные по продуктивности: с 1 га в умеренной лесной зоне получается 20 т сухого вещества ежегодно, а с 1 га тропического влажного леса — более 100 т. Читатели возразят, что эти цифры относятся к валовой, а не чистой продуктивности (по данным Кира, 1975, и табл. 6.1, эти цифры значительно меньше). Вся эта масса образуется из относительно простых веществ: воды, углекислого газа, азотистых соединений и минеральных солей. Таким образом, продуктивность деревьев и других зеленых растений зависит от интенсивности синтеза углеводов, азотсодержащих соединений, липидов и от преобразования их в новую растительную ткань. Однако рост зависит не только от процессов синтеза. Для этого необходимы поглощение достаточного количества воды и элементов минерального питания, передвижение органических и неорганических веществ к точкам роста, а также специальные системы, которые координируют многочисленные процессы. В этой книге сделана попытка объяснить, как происходят эти процессы, как на них влияют окружающие условия и агротехнические мероприятия и как все эти взаимодействующие факторы влияют количественно и качественно на рост.

Физиологи растений в первую очередь заинтересованы в изучении того, как деревья растут, а работники лесопаркового хозяйства, лесоводы и садоводы — в том, как вырастить деревья лучшего качества. Эти две цели взаимосвязаны более тесно, чем может казаться, так как для успешного выращивания деревьев необходимо понимание основных физиологических процессов, управляющих ростом, и влияние на них факторов окружающей среды и агротехнических мероприятий. Таким образом, основные физиологические исследования могут содействовать успешной работе лесоводов, садоводов и наоборот. Физиологи, узнав больше о том, как растут деревья, а лесоводы и садоводы, лучше изучив физиологию деревьев, смогут совместными усилиями разрешить проблему эффективного выращивания деревьев.

РОЛЬ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Основная задача физиологии растений — объяснить, как растут растения и как физиологические процессы и внутренняя среда реагируют на окружающие условия и антропогенные воздействия. Исследования таких процессов, как фотосинтез, передвижение веществ, ассимиляция, дыхание и транспирация, могут показаться далекими от практических задач лесоводства и садоводства. Однако рост — это результат взаимодействия физиологических процессов, и чтобы понять, почему деревья растут неодинаково в разных окружающих условиях и при различных агротехнических воздействиях, необходимо знать природу этих физиологических процессов и как на них влияют окружающие условия.

Рост деревьев, так же как и других организмов, контролируется их наследственными генетическими потенциальными возможностями и окружающими условиями, но данных о механизме этого контроля слишком мало. Известно, что затенение или засуха ослабляют рост, что новая комбинация генов ответственна за быстрый рост гибрида, однако это не объясняет каким образом осуществляется наблюдаемый эффект. Необходимо более глубокое изучение различных причин, способствующих соответствующему эффекту. Представленная ниже диаграмма показывает, как наследственность и окружающие условия влияют на внутренние физиологические процессы и состояние деревьев и таким образом контролируют количество и качество роста. Диаграмма также показывает связи между областями науки, изучающими эти явления.



КОНЦЕПЦИЯ КЛЕБСА. Эту схему иногда называют концепцией Клебса, так как немецкий физиолог растений Клебс (1913, 1914) одним из первых указал на то, что факторы окружающей среды могут влиять на процессы в растениях, изменяя внутренние условия. Ландегард (1931) также внес важный вклад в развитие этой точки зрения. Концепция Клебса придает особое значение основному биологическому принципу, согласно которому наследственность и окружающая среда могут влиять на рост организма, воздействуя лишь на внутренние процессы или условия роста. Физиологические процессы дерева представляют собой механизмы, посредством которых наследственность и факторы окружающей среды осуществляют контроль за ростом. В связи с этим, чтобы понять, почему на деревьях влияет отдельный фактор, то или иное агротехническое воздействие, необходимо знать, каким образом они влияют на физиологические процессы.

ПРИМЕНЕНИЕ КОНЦЕПЦИИ КЛЕБСА. Применение этой концепции можно проиллюстрировать несколькими конкретными примерами. Так, если в одинаковых условиях гибрид растет быстрее родителей, то это происходит благодаря новой комбинации генов, обеспечивающей эффективный баланс физиологических процессов, что создает внутренние условия для интенсивного преобразования питательных веществ в растительные ткани. Это может быть результатом повышения эффективности либо структуры, либо процессов, либо того и другого вместе. Скорость фотосинтеза на единицу поверхности листа может возрастать при повышении содержания хлорофилла или вследствие структурных изменений, усиливающих поглощение углекислого газа, а также за счет более выгодного положения листьев по отношению к свету. Протяженная (экстенсивная) корневая система или толстый слой кутина могут стать причиной большей тургесцентности клеток у дерева, которая в свою очередь окажет благотворное влияние на фотосинтез и на рост клеток.

Если в одинаковых условиях какое-либо дерево болотной сосны образует больше смолы, чем соседнее дерево, это, вероятно, обусловлено генетической структурой, способствующей ускорению процессов превращения питательных веществ в смолу. Другая возможность — это структурные различия, которые являются причиной ускорения истечения смолы. Если один вид холодно- или засухоустойчивее или более теневынослив, чем другой, это может быть результатом особенностей генетической структуры, обеспечивающей различие в строении и ходе тех физиологических процессов, от которых зависит устойчивость к неблагоприятным условиям среды. Однако даже если изменения скорости роста можно приписать некоторым структурным модификациям, они в основном зависят все-таки от изменений физиологических процессов. Структура является результатом биологических и физиологических процессов, влияющих на ростовые процессы. Изменения в структуре приводят к изменениям в ходе процессов. Таким образом, процессы контролируют структурообразование, хотя сами они модифицируются под влиянием изменений в структуре.

Неблагоприятные окружающие условия, влияющие на существенные физиологические процессы, снижают рост дерева. Например, водный дефицит тормозит рост, так как при этом закрываются устьица,

снижается интенсивность фотосинтеза, уменьшается тургесцентность, прекращается рост клеток и возникают другие неблагоприятные условия внутри дерева. Снижает рост дерева и недостаток азота, который является существенной составной частью белков, необходимых для формирования новой протоплазмы, ферментов и других необходимых веществ. Очень важны для роста дерева фосфор, калий, кальций, сера и другие минеральные элементы, входящие в состав коферментов, буферных и других биохимических систем, необходимых для осуществления различных биохимических процессов.

Насекомые и грибы, поражая дерево, тормозят его рост или вызывают заболевание, если повреждение достаточно глубоко нарушает один или несколько физиологических процессов. Дефолиация дерева непосредственно не снижает ростовые процессы, а косвенно влияет на скорость фотосинтеза и синтез регуляторов роста в кроне. При повреждении флоэмы уменьшается перемещение питательных веществ и регуляторов роста к корням, а при повреждении корневой системы сокращается поглощение воды и питательных веществ из почвы. Фитопатологи и энтомологи иногда слишком увлекаются описанием и классификацией болезнетворных организмов и не учитывают тот факт, что в действительности они имеют дело с физиологическими проблемами. Устойчивость к поражению насекомыми и грибами в значительной мере является биохимической проблемой, и повреждение является результатом нарушения биохимических и физиологических процессов. Борьбе с заболеваниями человека способствует использование биохимических и физиологических подходов. Борьба с древесными заболеваниями станет также более эффективной, если энтомологи и фитопатологи станут больше уделять внимания физиологическим аспектам проблемы вместо простого описания болезнетворных организмов и использования химических средств.

Мы повторяем еще раз, что единственный способ, которым генетические различия, внешние факторы, агротехнические воздействия, а также болезни и насекомые могут влиять на рост, — это их влияние на внутренние условия и физиологические процессы дерева. Усилия лесоводов-озеленителей, лесоводов и садоводов должны быть направлены на создание подходящих генотипов и факторов окружающей среды для того, чтобы управлять физиологическими механизмами, которые действительно регулируют ростовые процессы. Для результативного и умелого подхода они должны понять природу основных физиологических процессов, их роль в ростовых процессах и реакцию на действие различных факторов внешней среды.

КРУГ ВОПРОСОВ ФИЗИОЛОГИИ ДЕРЕВА

Как установил Губер (1937), деревья всегда рассматривались ботаниками как представители вершины развития растительного царства. Из-за размеров и красоты их часто наделяли особыми свойствами и даже поклонялись им. Для деревьев характерны специфические свойства, которые, однако, являются скорее количественными, нежели отличными по существу от свойств других растений. Деревья проходят

те же стадии роста, им присущи те же процессы, как и другим семенным растениям, но их большие размеры, медленное развитие и продолжительность жизненного цикла выдвигают некоторые особые проблемы, отличные от тех, которые присущи небольшим растениям с более коротким жизненным циклом. Наиболее очевидное отличие деревьев от травянистых растений — это большее расстояние, которое должны преодолеть при передвижении в них вода, минеральные и питательные вещества, а также больший процент нефотосинтезирующих тканей. К тому же вследствие более продолжительной жизни они в большей степени, чем однолетние и двулетние растения, подвергаются действию экстремальных температур и влиянию других климатических и почвенных условий. Таким образом, вследствие крупных размеров деревьев создаются некоторые специфические проблемы, касающиеся физиологических процессов.

НАИБОЛЕЕ ВАЖНЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И УСЛОВИЯ ИХ ОБЕСПЕЧЕНИЯ. Успешный рост деревьев зависит от взаимодействия ряда физиологических процессов и условий. Некоторые наиболее важные из них перечислены ниже (в скобках указаны главы, в которых они рассматриваются). **Фотосинтез** — синтез углеводов из углекислого газа и воды в хлорофиллоносной ткани деревьев. **У г л е в о д ы** — основные питательные материалы, используемые в других процессах (глава 5). **Азотный обмен** — включение неорганического азота в органические соединения, что делает возможным синтез белка и протоплазмы (глава 9). **Липидный, или жировой, обмен** — синтез липидов и родственных им соединений (глава 8). **Дыхание** — окисление питательных веществ в живых клетках, в результате которого высвобождается энергия, используемая при ассимиляции, поглощении минеральных веществ и других процессах, идущих с затратами энергии (глава 6). **Ассимиляция** — преобразование питательных элементов в новую протоплазму, клеточные оболочки и другие структуры; процесс роста (глава 6). **Аккумуляция питательных элементов** — запасание питательных веществ в семенах и паренхимных клетках древесины и коры (глава 7). **Аккумуляция солей** — концентрация солей в клетках и тканях с помощью механизма активного транспорта, протекающего с затратами метаболической энергии (глава 10). **Абсорбция** — поглощение воды и минеральных веществ из почвы, кислорода и углекислого газа из воздуха (главы 5, 10 и 13). **Транслокация** — передвижение воды, минеральных и питательных веществ и гормонов от одной части дерева к другой (глава 11). **Транспирация** — потеря воды в виде паров (глава 12). **Рост** — постоянное увеличение размеров в результате взаимодействия физиологических, перечисленных выше процессов (глава 3). **Половое размножение** — образование в результате взаимодействия многих физиологических процессов стробилов или цветков, плодов и семян (глава 4). **Вегетативное размножение** играет важную роль у некоторых видов (глава 4). **Регуляция роста** — сложные взаимодействия гормонов и баланса питательных веществ (главы 15 и 16).

К важным физиологическим условиям, влияющим на рост, относятся также следующие: **Количество и эффективность хлорофилла** (глава 5). **Состав и количество углеводов и их взаимные превращения, например, переход крахмала в сахара и наоборот** (глава 7). **Состав и**

количество азотистых соединений и отношение углеводов к азоту (глава 9). Состав и количество других компонентов, таких, как жиры (глава 6, 8). Свойства протоплазмы, например холодо- и засухоустойчивость, частично обусловлены этими особыми свойствами (глава 16). Осмотическое давление клеточного сока, увеличение осмотического давления часто связано с наступлением засухи и холода (глава 14). Тургесцентность клеток — потеря тургора вызывает прекращение роста и влияет на скорость различных физиологических процессов (глава 13 и 16).

Задача физиологов заключается в исследовании процессов, изучении их механизмов, наблюдении их реакции на различные окружающие условия и определении их роли в ростовых процессах. От полноты знаний физиологов о механизмах основных физиологических процессов зависит помощь, которую они смогут оказать лесоводам и садоводам в решении их практических задач. При достаточных знаниях физиологических требований деревьев можно предсказать поведение отдельных видов в определенных почвенных и климатических условиях, или их реакцию на те или иные агротехнические воздействия.

СЛОЖНОСТЬ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ. Такие физиологические процессы, как фотосинтез, дыхание или транспирация представляют совокупность химических и физических процессов. Чтобы понять механизм физиологического процесса, необходимо выделить его физические и химические компоненты. В связи с этим физиология растений все более нуждается в усовершенствованных методах биохимии. Биохимический подход оказался очень плодотворным в исследованиях таких сложных процессов, как фотосинтез и дыхание.

Основная цель этой книги — объяснить, каким образом растет дерево. Наш подход при этом скорее экологический, чем биохимический, так как больше внимания уделяет способам воздействия факторов окружающей среды на процессы, чем детальному обсуждению их физиологической природы. Однако мы будем, хотя и кратко, рассматривать, как факторы окружающей среды могут влиять на растение на клеточном и молекулярном уровнях. Такие факторы, как температура, вода и свет, влияют на физиологические процессы непосредственно, прямыми путями, которые можно легко объяснить, а также и косвенно, через побочные регулирующие системы, которые понять труднее. Например, при понижении температуры снижается скорость дыхания вследствие замедления скорости молекулярных превращений и биохимических реакций. При этом также уменьшается проницаемость мембран и увеличивается вязкость протоплазмы и, как следствие, снижается скорость перемещения участников реакции к активным центрам на мембранах. Более того, низкая температура оказывает сложное косвенное воздействие: например, нарушаются покой семян и "выход в стрелку" или происходит преждевременное цветение, которое вызывается главным образом изменениями в концентрации гормональных регуляторов роста. Это должно приводить к активизации или инактивации генов — регуляторов синтеза специфических белков-ферментов. Водный стресс тормозит рост клеток и открывание устьиц непосредственно из-за снижения тургора клеток, но он также оказывает и важное косвенное влияние на ферментативно опосредствованные процессы, такие, как синтез бел-

ка. Свет прямо воздействует на фотосинтез, но он влияет и косвенно на рост и цветение (фотоморфогенез) через генную регуляцию ферментативно-регулирующего синтеза ростовых гормонов. Минеральные вещества, являясь составными частями важных клеточных компонентов, оказывают прямое действие, а также и косвенное — в качестве коферментов.

ПРОЦЕССЫ, КОНТРОЛИРУЮЩИЕ РАЗЛИЧНЫЕ СТАДИИ РОСТА. Еще во времена Сакса было установлено, что не все физиологические процессы одинаково важны на разных стадиях роста. Например, в насаждениях сосны условия бывают настолько благоприятными для прорастания семян, что появляются бесчисленные всходы, но эти же условия могут быть неблагоприятны для их укоренения в почве, и они через год-два

1.1. ОСНОВНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ФАКТОРЫ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ РОСТА

Стадия	Процессы и условия	Наиболее важные окружающие факторы
Прорастание семян	Поглощение воды Усвоение питательных веществ Дыхание Ассимиляция	Температура Вода Кислород
Укоренение проростков	Фотосинтез Ассимиляция Водный баланс	Свет Вода Температура Питательные вещества
Вегетативный рост	Фотосинтез Дыхание Ассимиляция Передвижение Водный баланс	Свет Вода Температура Питательные вещества
Размножение	Фотосинтез С/Н баланс Готовность к цветению Заложение цветочных зачатков Накопление питательных веществ	Свет Питательные вещества Температура
Старение	Не выяснены (возможно, водные и гормональные отношения, передвижение и соотношение между фотосинтезом и дыханием)	Вода Питательные вещества Насекомые и болезни

погибают. Климатические и почвенные условия в регионе могут быть благоприятны для вегетативного роста, но неблагоприятны для репродукции. Деревья некоторых видов прекрасно растут в искусственных насаждениях, но они не способны к репродукции. В табл. 1.1 указаны факторы окружающей среды и основные процессы, рассматриваемые как доминирующие на каждой стадии роста. У нас пока нет полного понимания этих процессов, и, возможно, что наши представления о роли каждого из них будут уточняться в дальнейших исследованиях.

ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

РАЗЛИЧНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЛЕСОВОДОВ, САДОВОДОВ И РАБОТНИКОВ САДОВО-ПАРКОВОГО СТРОИТЕЛЬСТВА. Цели садоводов и лесоводов-озеленителей при выращивании деревьев совершенно разные, соответственно их интересуют и разные физиологические проблемы. Лесоводы заботятся о получении максимального количества древесины с единицы площади. При этом они имеют дело с древостоем и вынуждены считаться с факторами, влияющими на конкурентные отношения деревьев в них. Главная цель садоводов — снять больше плодов, поэтому их усилия направлены на то, чтобы добиться цветения и плодоношения деревьев в более раннем возрасте. Из-за высокой ценности фруктовых деревьев садоводы, как и озеленители, часто встречаются с проблемами отдельного дерева, и они особенно озабочены тем, как снизить поражаемость деревьев насекомыми и грибными заболеваниями.

Лесоводы-озеленители заинтересованы в том, чтобы вырастить деревья и кустарники хорошей формы независимо от почвенных и других условий среды. Поэтому у лесоводов-озеленителей часто возникают трудности вследствие плохого дренажа, недостаточной аэрации, повреждений корней во время строительства, газовых утечек, загрязнения воздуха и других неблагоприятных факторов окружающей среды. Несмотря на различные цели лесоводов, озеленителей и садоводов, общей задачей для них является глубокое понимание физиологии дерева.

СОВРЕМЕННЫЕ И БУДУЩИЕ ПРОБЛЕМЫ ФИЗИОЛОГИИ. Значительные изменения в методах, применяемых в лесоводстве и садоводстве, уже сейчас создали некоторые проблемы, и насколько позволяют наши знания физиологии дерева, можно предположить, что со временем этих проблем будет еще больше. Возросшая эксплуатация тропических лесов создала проблемы, с которыми не сталкиваются в умеренных зонах, а увеличивающийся интерес к древесине высокого качества требует лучшего понимания факторов, влияющих на плотность древесины и другие ее свойства. Уменьшение возраста рубки вызывает необходимость добиваться ускоренного роста деревьев и, вероятно, улучшения минерального питания при условии более полной утилизации всей массы дерева (см. главу 10). Большинство приемов, используемых в лесоводстве и садоводстве (прореживание, обрезка, удобрение и др.), только тогда бывают эффективными, когда положительно действуют на физиологические функции деревьев.

Некоторые экономически выгодные приемы могут нежелательно воздействовать на физиологические процессы. Например, предполагали, что если листопадные плодовые деревья в центральной долине Калифорнии обработать осенью дефолиантами, то обрезку весной можно будет начинать раньше. Однако в конце вегетационного периода фотосинтез вносит существенный вклад в резервы углеводов, поэтому преждевременное опадение листьев нежелательно. Часто бывает целесообразным выкопать семена из питомника и хранить их упакованными до момента посадки, но это нежелательно, из-за истощения в них запасов углеводов во время хранения. Также не обязательно, что самые крупные саженцы будут успешнее переносить пересадку. В связи с этим необходимы бо-

лее полные знания о том, как создавать физиологически полноценные саженцы. Для этого требуется дополнительная информация о накоплении питательных веществ, о сезонных колебаниях корнеобразующей способности саженцев. Возрастающая потребность разведения саженцев в контейнерах повышает интерес к их физиологии. Программы селекции и улучшения деревьев создают необходимость методов, индуцирующих более раннее зацветение, большее образование семян и более успешное укоренение черенков (см. главу 4). Это создает противоречивые требования, так как для цветения и образования семян желательна более ранняя физиологическая зрелость, а более эффективное укоренение черенков происходит в молодом, незрелом состоянии. Настало время интенсифицировать исследования по получению желаемых генотипов с применением методов клеточной и тканевой культуры.

Садоводы достигли больших успехов, чем лесоводы, в познании физиологии деревьев, особенно в области минерального питания. Однако и у них есть свои проблемы, например сокращение времени, необходимого для перехода плодовых деревьев в стадию плодоношения, устранение двухгодичного цикла плодоношения у некоторых сортов и уменьшение интенсивного опадения плодов. Старая проблема, которая становится более серьезной в связи с тем, что неосвоенных земель остается все меньше, — это изыскание возможностей пересадки старых плодовых деревьев, проблема "пересадки". Это важно и для лесоводов при использовании более коротких периодов оборота рубки (см. главу 17). В связи с возрастающим интересом к карликовым деревьям, часто используемым в качестве живой изгороди, возникает необходимость снизить затраты труда на обрезку, опрыскивание и оципку плодов. Этот новый прием вызвал большой интерес к корневым подвойм и, вероятно, создаст новые физиологические проблемы.

Лесоводы-озеленители также заинтересованы в маленьких, компактных деревьях для небольших городских участков земли. Как озеленители, так и садоводы сталкиваются с проблемой возраста растений вследствие короткой жизни некоторых ценных фруктовых и декоративных деревьев. К сожалению, практически ничего неизвестно о биохимических и физиологических основах, почему, например, деревья сосны остистой или секвойи живут до 3000–4000 лет, а деревья персика и некоторых других видов всего лишь несколько десятилетий.

Следует также обсудить малые, но измеримые изменения таких факторов окружающей среды, как концентрация CO_2 в атмосфере и температура. Концентрация CO_2 постоянно возрастает и к 2000 г. она может достигнуть 0,04%, что повлечет увеличение температуры — это так называемый оранжерейный эффект. С другой стороны, температура в Северном полушарии в течение нескольких десятилетий понижается, но как она будет отклоняться в будущем, трудно предсказать. Было бы желательно знать, в какой мере увеличение содержания CO_2 в воздухе и отклонение температуры в ту или иную сторону будет отражаться на физиологических процессах деревьев. Разные виды могут реагировать по-разному, и знание этого было бы полезным при планировании будущих посадок, особенно там, где температура уже сейчас является лимитирующим фактором. Загрязнение атмосферы также будет продолжаться и станет серьезной проблемой в некоторых областях. В связи