

Юло ТАММ, Велло РОСС

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА ЛИСТА ОСИНЫ

Среди проблем, связанных с продуктивностью растений, одной из важнейших является исследование динамики роста листа. Зеленый лист представляет собой наиболее важный орган растения, где происходят физиологические процессы, связанные с синтезом органического вещества. Явления, происходящие в листе при его росте, влияют непосредственно на физиологические процессы. Установлено, что некоторые физиологические отправления растения связаны с собственным возрастом листа (Хавкин, 1964) и характеризуются определенными закономерностями. Процессы фотосинтеза, накопления веществ минерального питания и дыхания наиболее интенсивно протекают в период физиологической молодости листа, т. е. в период его роста (Артюшенко, Соколов, 1952). Поэтому изучение роста листовой пластинки представляет большой научный и практический интерес.

Изучение роста и геометрической структуры растения трудоемко и требует полного или частичного уничтожения его. Поэтому часто проводятся только простые фитометрические измерения, которые позволяют косвенно получать достаточно обширный фактический материал о процессах роста, происходящих в растениях.

Вопросы сезонного прироста ливствы, особенно у осины, до сих пор в литературе мало освещены. В данной статье приводятся результаты исследования прироста листа осины в условиях Эстонской ССР.

Материал и методика

Экспериментальный материал был собран в 1970—1972 гг. в насаждениях Алаткивского и Тяхтвереского лесничеств Тартуского лесхоза Эстонской ССР.

В 1970 г. наблюдения проводили в 25-летнем осиннике в Алаткивском лесничестве, где исследовали две группы осин (А-1 и А-2), которые различались по времени облиствения. Из обеих групп было выбрано по 10 деревьев. Листья (с каждого дерева около 15) для измерения брали из средней части южной стороны кроны в промежутке между 8.00 и 10.00 ч утра. Чтобы сохранить влажность листьев до измерений по возможности неизменной, их сразу же после снятия с деревьев помещали в непрозрачные герметичные банки. Наблюдения проводили через каждые 5 дней, начиная с третьего дня после распускания почек, и продолжали до середины июля. Всего в 1970 г. в каждой группе деревьев было сделано по 13 измерений.

В 1971 г. наблюдения проводили в 30-летних осинниках в Тяхтвереском лесничестве. Исследовали три группы деревьев, по 10 в каждой.

Таблица 1

Объекты наблюдения

Лесничество и группа	Распускание почек по годам			Средний диаметр ствола, см	Средняя высота, м
	1970	1971	1972		
Алатскивиское, А-1	11/V	—	16/V	9,9	12,0
Алатскивиское, А-2	18/V	—	21/V	8,5	10,0
Тяхтверское, Т-1	—	12/V	15/V	13,0	14,5
Тяхтверское, Т-2	—	16/V	20/V	16,9	16,5
Тяхтверское, Т-3	—	20/V	23/V	18,3	15,0

Две группы (Т-1 и Т-2) по времени облиствения оказались близкими к группам из Алатскивиского лесничества. Третья группа (Т-3) отличалась самым поздним временем распускания почек (табл. 1).

Молодые листья осины, появившиеся после распускания почек, имеют заметное опушение, которое с развитием листьев быстро проходит. Группа осин Т-3 в Тяхтверском лесничестве отличалась тем, что молодые листья у них были густо покрыты волосками бледно-серого цвета. В дальнейшем опушенность постепенно уменьшалась, но значительно медленнее, чем в других группах, и была еще заметна у листьев, собранных через две недели после распускания почек (6 июня). Осины с очень сильно опушенными молодыми листьями отмечены ранее в Марийской АССР (Данилов, 1954) и в Литовской ССР (Микалайкевичус, 1959).

В период интенсивного роста листьев исследования проводили через каждые 3 дня, позже через 5, 7, 10 и 12 дней. Всего в группе деревьев с самым ранним распусканием почек было сделано 14 измерений, а в других группах — по 13.

В 1972 г. наблюдения проводили в насаждениях обоих лесничеств. Так как ход роста листьев был уже известен, в каждой группе измерения проводили только 6 раз — на 3, 10, 17, 24, 38 и 52 день после распускания почек.

У 100 листьев были определены следующие параметры: длина листовой пластинки (a), ширина листовой пластинки (b), длина черешка (a'), толщина листа (δ), сырая масса листовой пластинки (m_{Li}). В зависимости от величины листа, из них были выбиты диски площадью (S_n) 1, 2, 3 или 3,5 см², и определена сырая (m_{nt}) и сухая (m_{nk}) масса дисков. На основе перечисленных параметров были вычислены следующие показатели: содержание сухого вещества $\gamma_L = m_{nk}/m_{nt}$, сухая масса пластинки листа $m_{Lk} = \gamma_L \cdot m_{Li}$, поверхностная плотность листа на сырую $\sigma_{Li} = m_{nt}/S_n$ и сухую массу $\sigma_{Lk} = m_{nk}/S_n$ и площадь листа $S_L = m_{Li}/\sigma_{Li}$.

По фенологическим наблюдениям в Тяхтверском лесничестве в 1972—1977 гг. установлено, что облиственные осины происходят с 6 (17) по 28 мая (6 июня). Поскольку облиственные осины в Эстонской ССР проходит в течение довольно длительного периода (в разные годы от 8 до 20 дней), определение принадлежности конкретного дерева к той или иной фенологической форме (рано- или поздне-распускающейся) довольно сложно. По нашему мнению, такое условное подразделение возможно лишь в определенное время и в одном и том же древостое.

На ЭВМ для всех параметров были найдены арифметическое среднее, стандартное отклонение, коэффициент вариации, асимметрия и

эксцесс. Асимметрия и эксцесс были вычислены для оценки соответствия эмпирического распределения нормальному. Между некоторыми признаками были вычислены и коэффициенты корреляции.

Результаты и обсуждение

1. Линейные параметры — это длина (a), ширина (b) и толщина (δ) листовой пластинки и длина черешка (a'). Кривые роста названных признаков по измерениям, проведенным в Алатскивском лесничестве в 1970 г. (группа А-1), приведены на рис. 1, где тонкая линия обозначает средние данные, полученные путем непосредственных измерений, толстая — вероятное изменение этих параметров, сконструированное на основе экспериментальных данных.

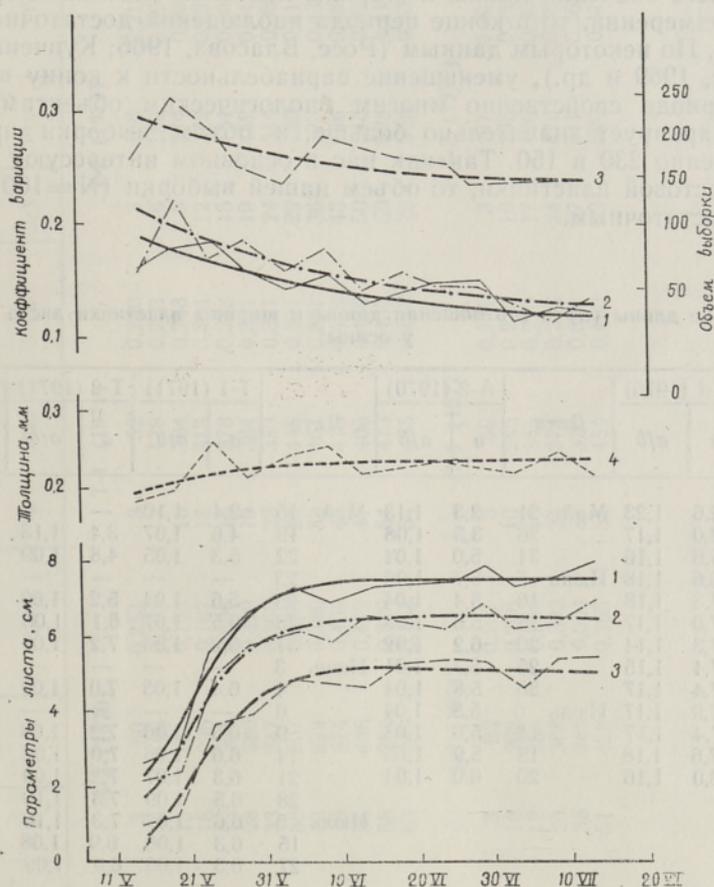


Рис. 1. Ход роста и варьирования длины (1), ширины (2) и толщины (4) пластинки листа и длины черешка (3) листа осины.

На третий день после распускания почек (первое измерение) листья осины уже довольно большие, и у них начинается период самого интенсивного роста (рис. 1). Максимальное нарастание листа происходит на 10—12 день после распускания почек, а затем постепенно уменьшается и прекращается приблизительно на 30 день.

Толщина листа нарастает относительно меньше и своего окончательного уровня (0,23 мм) достигает уже на 20 день после распускания почек. Установлено (Артюшенко, Соколов, 1952), что разрастание листовой пластинки в толщину у древесных пород происходит в основном за счет растяжения в длину клеток эпидермиса, палисадной и губчатой тканей и частично за счет образования воздушных полостей в губчатой ткани.

На рис. 1 показано также изменение коэффициента вариации и в связи с этим объема выборки (N), обеспечивающего достоверность результатов при уровне $P=0,99$ с максимальной ошибкой $\epsilon=0,05$ (Урбах, 1964).

Вариабельность линейных параметров по мере нарастания листьев постепенно уменьшается. Если в начале роста для получения достоверного среднего значения длины и ширины листовой пластинки требуется 100—120 измерений, то в конце периода наблюдений достаточно 40—50 измерений. По некоторым данным (Росс, Власова, 1966; Купченко, 1968; Росс, Росс, 1969 и др.), уменьшение вариабельности к концу вегетационного периода свойственно многим биологическим объектам. Длина черешка варьирует значительно больше, и объем выборки при этом соответственно 230 и 150. Так как нас в основном интересуют длина и ширина листовой пластинки, то объем нашей выборки ($N=100$) можно считать достаточным.

Таблица 2

Изменение длины (a) и соотношения длины и ширины пластинки листа (a/b) у осины

Дата	A-1 (1970)		Дата	A-2 (1970)		Дата	T-1 (1971)		T-2 (1971)		T-3 (1971)	
	a	a/b		a	a/b		a	a/b	a	a/b	a	a/b
Май 14	2,6	1,23	Май 21	2,3	1,13	Май 15	2,4	1,10	—	—	—	—
19	3,0	1,17	26	3,5	1,08	19	4,6	1,07	3,4	1,13	—	—
24	5,6	1,16	31	5,0	1,04	22	5,3	1,05	4,8	1,09	—	—
28	6,6	1,18	Июнь 5	5,7	1,06	23	—	—	—	—	2,8	1,14
Июнь 3	7,3	1,18	10	5,4	1,04	25	5,6	1,04	5,2	1,09	3,2	1,14
8	7,0	1,17	15	5,6	1,03	28	6,5	1,07	6,1	1,08	4,0	1,08
13	7,3	1,14	20	6,2	1,02	31	6,2	1,06	7,2	1,09	5,4	1,05
18	7,4	1,15	25	5,7	1,01	Июнь 3	—	—	—	—	6,6	1,00
23	7,4	1,17	30	5,8	1,04	4	6,4	1,05	7,0	1,09	—	—
28	7,9	1,17	Июль 6	5,8	1,04	6	—	—	—	—	7,2	1,00
Июль 3	7,4	1,17	11	5,6	1,03	9	6,5	1,06	7,2	1,08	7,6	1,01
8	7,6	1,18	15	5,9	1,05	14	6,6	1,06	7,0	1,08	7,4	1,03
13	8,0	1,16	20	6,0	1,04	21	6,3	1,07	7,2	1,09	7,2	1,02
						28	6,5	1,09	7,3	1,10	7,1	1,03
						Июль 5	6,6	1,07	7,3	1,10	7,0	1,05
						15	6,3	1,06	6,9	1,08	7,2	1,01
						27	6,3	1,05	6,9	1,09	7,2	1,02

Наблюдения за нарастанием листьев на других объектах и даже в последующие годы дали главным образом такие же результаты. Об этом можно судить по табл. 2, где приводятся средние данные длины (a) и отношение длины к ширине (a/b) по наблюдениям 1970 и 1971 гг. По этому отношению можно судить об изменчивости формы листа осины в течение периода роста — чем ближе отношение к единице, тем круглее листья. Данные табл. 2 показывают, что приблизительно в течение недели после распускания листья приобретают свою окончательную форму и развитие происходит в некоторой степени

Сырая масса ($m_{L,t}$, мг) и относительное содержание сухого вещества (γ_L) в исследованных листьях осины

τ	$m_{L,t}$	γ_L	τ	$m_{L,t}$	γ_L	τ	$m_{L,t}$	γ_L	τ	$m_{L,t}$	γ_L
A-1 (1970)											
3	40	0,226	3	60	0,253	3	52	0,240	3	108	0,210
8	101	0,231	8	126	0,203	7	178	0,243	6	196	0,268
13	257	0,195	13	184	0,163	10	264	0,283	9	244	0,302
17	392	0,184	18	295	0,167	13	313	0,304	12	372	0,285
23	370	0,194	23	334	0,306	16	378	0,288	15	434	0,298
28	503	0,288	28	380	0,329	19	384	0,361	19	452	0,343
33	744	0,302	33	247	0,365	23	383	0,371	24	514	0,387
38	634	0,333	38	307	0,338	28	446	0,391	29	480	0,411
43	604	0,349	43	299	0,386	33	461	0,381	36	533	0,436
48	622	0,351	49	374	0,409	40	415	0,429	43	536	0,483
53	746	0,373	54	406	0,419	47	406	0,446	50	543	0,425
58	748	0,378	58	386	0,370	54	473	0,430	60	528	0,419
63	786	0,356	63	389	0,433	64	485	0,418	72	506	0,431
A-1 (1972)											
3	56	0,212	3	93	0,207	3	56	0,221	3	97	0,209
10	375	0,189	10	262	0,206	10	245	0,230	10	298	0,248
17	588	0,205	18	353	0,264	16	345	0,270	17	420	0,304
23	663	0,266	25	368	0,302	24	374	0,333	24	476	0,354
27	302	0,302	38	385	0,354	38	370	0,394	37	511	0,368
37	740	0,329	51	428	0,365	55	454	0,400	52	520	0,411
A-2 (1970)											
T-1 (1971)											
T-2 (1971)											
T-3 (1971)											
A-2 (1972)											
T-1 (1972)											
T-2 (1972)											
T-3 (1972)											

только в сторону округления. На основе некоторых специальных исследований роста пластинки листа у древесных пород (Артюшенко, Соколов, 1952) это вполне понятно; с возрастом листа размер клеток отдельных тканей увеличивается, особенно сильно в июне, когда происходит наиболее интенсивный прирост пластинки листа в длину и ширину. Анатомические исследования позволяют считать, что разрастание листа происходит почти равномерно как в длину, так и в ширину (т. е. по всей пластинке), а не за счет роста основания (Артюшенко, Соколов, 1952).

На основе корреляционного анализа (Ross, Tamm, 1974, 1975) обнаружена тесная связь между длиной и шириной листовой пластинки ($r=0,8-0,9$). Между другими признаками (длиной листовой пластинки и длиной черешка, шириной листовой пластинки и длиной черешка и др.) связь слабая.

2. Биомасса. Динамика прироста биомассы листьев во всех исследованных вариантах рассчитана на основе τ (число дней от облиствения) (табл. 3). В 1970 г. сырая масса листьев у раньше распускающихся осин (А-1) в течение всего периода наблюдений была приблизительно в два раза больше, чем у осин, распускающихся позже (А-2). Внимание следует обратить на минимум биомассы во второй половине июня. Наличие этого минимума сырой массы листьев у обоих вариантов отражается даже на сухой массе листьев. По всей вероятности, это обусловлено неблагоприятными для фотосинтеза погодными условиями.

По данным 1971 г. видно, что чем позднее распускаются листья осины, тем быстрее они достигают своей окончательной массы и тем они тяжелее. Эти результаты весьма хорошо согласуются с литературными данными (Данилов, 1954). Разница между отдельными группами по содержанию биомассы в 1971 г. была меньше, чем в 1970 г. Относительно стабильными являются данные 1972 г. Как и в 1970 г., так и в 1972 г. в Алаткивском лесничестве листья осин с ранним распусканием почек (А-1) превосходят по массе почти в два раза листья осин с поздним распусканием почек (А-2). Поскольку вариант А-1 имел и другие существенные различия (большая поверхностная плотность листа, иной ход роста площади листа и др.), мы уделили исследованию их особое внимание. Путем цитологического анализа удалось установить, что осины этой группы являются триплоидными (Тамм, Ярвекюль, 1975).

Кривая динамики прироста биомассы листа, сконструированная на основе сглаживания экспериментальных данных, асимметрична (максимум на левой стороне кривой — положительная асимметрия). Согласно некоторым литературным источникам (Крюковский, 1967) прирост площади листьев липы и березы хорошо подчиняется нормальному распределению. В принципе это не противоречит нашему результату. В названной работе рассматривался прирост площади листа, а мы изучали биомассу, которые могут иметь разный ход прироста. Кроме того, Ф. В. Крюковский (1967) изучал прирост одного определенного листа, а мы — листья определенного участка дерева в среднем. Если, например, прирост биомассы одного листа подчиняется закону нормального распределения, то этого нельзя сказать в отношении листьев в среднем.

Определение относительного содержания сухого вещества (γ_L) в листьях разных групп осины дало в текущем году сравнительно близкие результаты (табл. 3). В разные годы содержание сухого вещества у листьев различается как количественно, так и качественно. В 1970 г. относительное содержание сухого вещества в листьях уменьшалось в течение двух недель после разворачивания листьев с минимумом

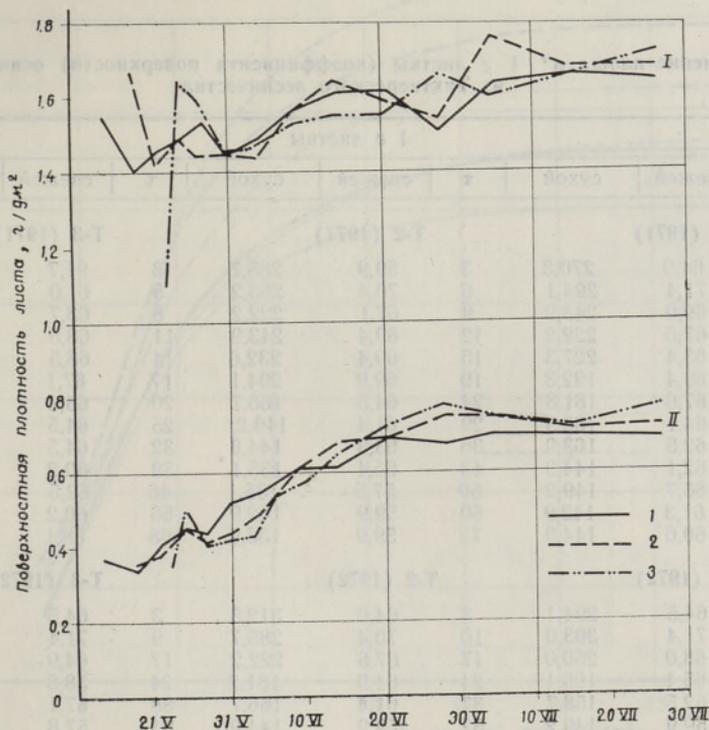


Рис. 2. Изменение поверхностной плотности на сырую (I) и сухую (II) массу листа осины. 1 — группа Т-1, 2 — группа Т-2, 3 — группа Т-3.

16—18%, а затем постоянно увеличивалось приблизительно до 40% к концу периода наблюдения. В 1971 г. такой ясно выраженный минимум отсутствовал и можно констатировать, что относительное содержание сухого вещества постоянно увеличивалось до 43—47% к концу периода.

Содержание сухого вещества в листьях в 1972 г. было несколько меньше, чем в предыдущие годы — в конце периода 33—36% в Алаткивском и 41% в Тяхтвереском лесничестве. Биомасса листьев варьирует значительно больше, чем линейные параметры. В течение всего периода коэффициент вариации остается в пределах 0,3—0,4. Это значит, что для получения достоверных результатов нужно измерить биомассу 250—350 листьев. Таким образом, объем нашей выборки ($N=100$) оказался недостаточным.

Довольно важное значение имеет исследование изменения поверхностной плотности листьев. Так, из литературы (Dornhoff, Shibles, 1970) известно, что поверхностная плотность (как на сырую, так и на сухую массу) листьев сои и люцерны, растущих под определенным источником освещения, имеет тесную корреляцию с интенсивностью фотосинтеза. Таким образом, этот параметр можно использовать как простой и ценный показатель для характеристики фотосинтеза у растений, растущих в одинаковых условиях освещения. Кроме того, при помощи этого параметра можно определить по весу листьев их площадь, охарактеризовать распределение биомассы в пределах листа, дать косвенную оценку толщины листа и т. д.

Таблица 4

Изменение площади* 1 г листы (коэффициента поверхности) осины ($см^2$)
из Тяхтвереского лесничества

1 г листы								
τ	свежей	сухой	τ	свежей	сухой	τ	свежей	сухой
Т-1 (1971)			Т-2 (1971)			Т-3 (1971)		
3	64,9	270,3	3	59,9	285,7	3	91,7	303,0
7	71,4	294,1	6	70,4	263,2	5	61,0	200,0
10	69,0	243,9	9	67,1	222,2	8	63,7	250,0
13	67,6	222,2	12	69,4	243,9	11	68,5	238,1
16	65,4	227,3	15	69,4	232,6	14	68,5	232,6
19	69,4	192,3	19	69,9	204,1	17	67,1	185,2
23	67,6	181,8	24	64,5	166,7	20	65,3	175,4
28	64,1	163,9	29	61,4	149,2	25	64,5	153,8
33	62,5	163,9	36	63,3	144,9	32	64,5	137,0
40	62,1	144,9	43	65,4	135,1	39	60,2	128,2
47	66,7	149,2	50	57,5	135,1	46	62,5	135,1
54	61,3	142,9	60	59,9	142,9	56	60,2	138,9
64	60,6	144,9	72	59,9	138,9	68	58,1	128,2
Т-1 (1972)			Т-2 (1972)			Т-3 (1972)		
3	64,5	294,1	3	64,9	312,5	3	64,5	312,5
10	71,4	303,0	10	70,4	285,7	9	71,4	285,7
16	68,0	250,0	17	67,6	222,2	17	64,9	217,4
24	65,4	196,1	24	64,9	181,2	24	58,8	161,3
38	62,5	158,7	37	61,4	166,7	38	57,1	137,0
55	59,9	149,2	52	59,9	144,9	51	57,8	140,8

* Площадь с одной стороны листа.

Поверхностная плотность на сырую массу в период роста изменяется относительно мало (в пределах 1,3—1,8 $г/дм^2$), но, поскольку содержание сухого вещества в начале роста у листьев гораздо меньше, чем в конце периода роста, то поверхностная плотность на сухую массу изменяется относительно больше (0,3—0,8 $г/дм^2$) (рис. 2). Во всех исследованных случаях изменение поверхностной плотности листа осины происходит почти одинаково. На рис. 2 для иллюстрации приводятся данные наблюдений 1971 г. в Тяхтвереском лесничестве. От плотности листьев других групп резко отличается поверхностная плотность листьев группы А-1. Наши данные говорят о том, что поверхностная плотность триплоидных осин существенно отличается от плотности диплоидных (Тамм, Ярвекюльг, 1975).

По мнению В. В. Смирнова (1962, 1964, 1971), важнейшим показателем, характеризующим листву древесной породы, является площадь поверхности единицы ее веса (коэффициент поверхности). Данные об изменении площади 1 г листы осины из Тяхтвереского лесничества приводятся в табл. 4; они свидетельствуют о том, что площадь 1 г листы в сухом виде с начала вегетационного периода до 20—25 дня сильно уменьшается. Площадь листы в свежем состоянии с течением времени уменьшается менее интенсивно и более плавно, чем площадь 1 г сухой листы. Это, очевидно, связано с уменьшением влажности листы в этот период. Наши результаты хорошо согласуются с данными В. В. Смирнова (1962, 1964).

3. Площадь листа. Для вычисления средней площади листа (S_L) использовались данные сырой массы листьев (m_{L1}) и поверхностной плотности на сырую массу (σ_{L1}). Так как экспериментальные данные обоих

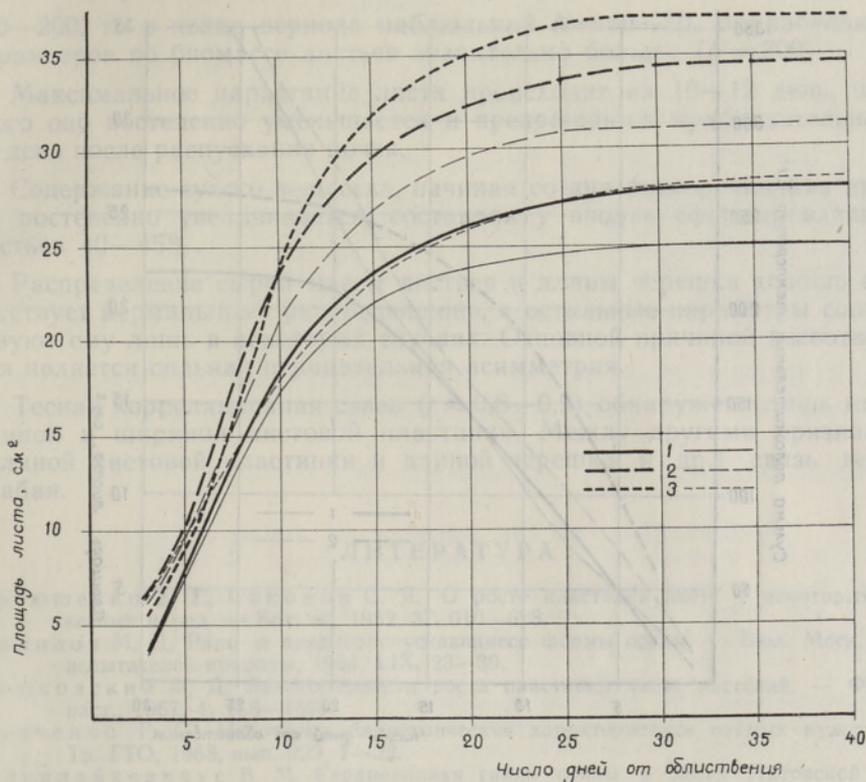


Рис. 3. Ход роста площади листа осины. Жирной линией обозначены данные наблюдений 1971 г., тонкой — 1972 г. 1 — группа Т-1, 2 — группа Т-2, 3 — группа Т-3.

исходных параметров (табл. 3 и рис. 2) сильно варьировали, на основе их была сконструирована сглаженная кривая вероятного изменения площади листа.

На рис. 3 приводятся результаты нарастания площади листа осины в Тяхтвереском лесничестве в 1971 и 1972 гг. За начало отсчета принят день распускания почек. Этот способ позволяет лучше сравнивать динамику нарастания листьев осин с разным временем облиствения. На основании рис. 3 можно утверждать, что чем позднее распускаются листья осины, тем быстрее они растут и тем больше их площадь. Этой закономерности не подчиняются данные 1972 г., когда листья самой поздней формы (Т-3) по площади были меньше, чем листья формы со средним временем облиствения (Т-2). Листья всех форм осины в 1972 г. оказались по площади меньше, чем листья тех же деревьев в 1971 г. Некоторые исследователи (Смирнов, 1962, 1964 и др.) отмечают, что текущий прирост листовой и его интенсивность зависят от гидрометеорологических факторов. Известно, что самым важным из них является температура воздуха, особенно весной во время интенсивного нарастания листовой. Начиная со дня распускания почек, были сопоставлены ход роста площади листа осины и сумма положительных температур в разные годы наблюдения. Результаты этого сопоставления по наблюдениям в Алаткивском лесничестве в 1970 и 1972 гг. (группа А-2) приведены на рис. 4. Выяснилось, что в те годы, когда сумма поло-

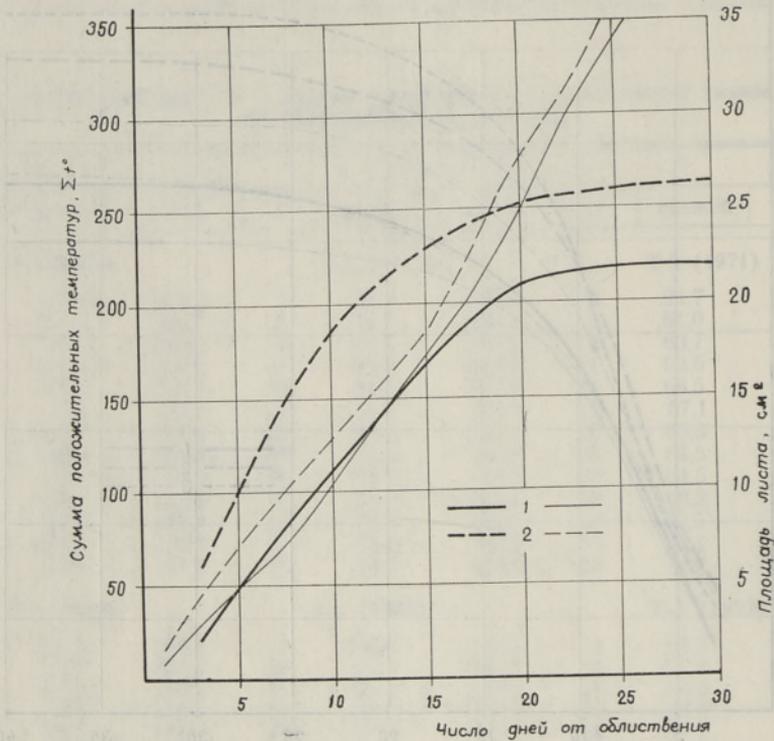


Рис. 4. Нарастание площади листа осины (жирная линия) и суммы положительных температур (тонкая линия). 1 — данные наблюдений 1970 г., 2 — 1972 г.

жительных температур была выше, площадь листа осины оказывалась большей. Такая закономерность имела место почти на всех объектах исследования. В литературе неоднократно отмечалось (Смирнов, 1962, 1964 и др.), что у осины интенсивность прироста связана с температурой воздуха, причем оказалось, что с увеличением температуры, как правило, увеличивается и текущий прирост. Эта закономерность проявляется в начале роста листьев яснее, чем в конце.

Заключение

1. Подразделение осин по фенологическим признакам на рано- и позднораспускающиеся формы довольно сложно и нецелесообразно и возможно лишь в определенное время в одном конкретном древостое.
2. Время распускания листьев существенно влияет как на скорость их роста, так и на окончательную массу и площадь: чем позднее распускаются листья осины, тем быстрее они достигают своей окончательной величины и тем они крупнее и тяжелее.
3. Вариабельность линейных параметров по мере развития листьев постепенно уменьшается. Если в начале роста достаточно большой объем выборки N , обеспечивающий достоверность результатов на уровне $P=0,99$ с максимальной относительной ошибкой $\varepsilon=0,05$, равен

100—200, то в конце периода наблюдений $N=40-50$. Вариабельность параметров по биомассе листьев значительно больше ($N=300$).

4. Максимальное нарастание листа происходит на 10—12 день, после этого оно постепенно уменьшается и прекращается приблизительно на 30 день после распускания почек.

5. Содержание сухого вещества, начиная со дня разворачивания листьев, постепенно увеличивается, составляя у вполне сформировавшихся листьев 40—45%.

6. Распределение сырой массы листьев и длины черешка хорошо соответствует нормальному распределению, а остальные параметры соответствуют ему лишь в некоторых случаях. Основной причиной несоответствия является сильная отрицательная асимметрия.

7. Тесная корреляционная связь ($r \approx 0,8-0,9$) обнаружена лишь между длиной и шириной листовой пластинки. Между другими признаками (длиной листовой пластинки и длиной черешка и др.) связь весьма слабая.

ЛИТЕРАТУРА

- Артюшенко З. Т., Соколов С. Я. О росте пластинки листа у некоторых древесных пород. — Бот. ж., 1952, 37, 610—628.
- Данилов М. Д. Рано- и позднезапускающиеся формы осины. — Бюл. Моск. об-ва испытателей природы, 1954, LIX, 23—39.
- Крюковский Ф. Д. Закономерности роста пластинки листа растений. — Физиол. раст., 1967, 1, 156—157.
- Купченко Г. С. Некоторые биометрические характеристики озимых культур. — Тр. ГТО, 1968, вып. 229, 7—22.
- Микалайкевичус В. М. Сердцевинная гниль осины в лесах Литовской ССР. Исследование споруляции и некоторых других вопросов биологии ее возбудителя (*Phellinus tremulae* Bond. et. Boriss.). — Автореф. канд. дис. Вильнюс, 1959.
- Росс Ю. К., Власова М. П. Биометрическая характеристика и динамика развития посева кукурузы. — В кн.: Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М., 1966, 78—95.
- Росс Ю., Росс В. Вертикальное распределение листовой поверхности в посевах. — В кн.: Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова. Тарту, 1969, 44—59.
- Смирнов В. В. Некоторые вопросы сезонного роста осины. — Сообщ. лаборат. лесоведения, 1962, вып. 6, 94—111.
- Смирнов В. В. Сезонный прирост главнейших древесных пород. М., 1964.
- Смирнов В. В. Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах Европейской части СССР. М., 1971.
- Тамм Ю. А., Ярвекюльг Л. Я. Результаты поисков триплоидной осины в Эстонской ССР. — Лесоведение, 1975, 6, 19—26.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы. М., 1964.
- Хавкин Э. Е. Накопление железа в листьях как функция возраста. — Докл. АН СССР, 1964, 156, 474—477.
- Dornhoff, G. M., Shibles, R. M. Varietal differences in net photosynthesis of soybean leaves. — Crop Sci, 1970, 10, 42—45.
- Ross, V., Tamm, U. Naavalehtede kasvu fütomeetriline uurimine. — Rmt.: Metsanduslikud uurimused, XI. Tln., 1974, 241—258.
- Ross, V., Tamm, U. Growth of the leaves of early and late budding aspen in Estonia. — In: Estonian contributions to the International Biological Programme, VIII, Tartu, 1975, 105—121.

Эстонский научно-исследовательский институт
лесного хозяйства и охраны природы

Поступила в редакцию
29/VIII 1978

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Olo TAMM, Vello ROSS

HAAVALEHE KASVU SEADUSPÄRASUSI

Aastatel 1970—1972 Alatskivi ja Tähtvere katsemetskonnas tehtud mõõtmiste põhjal võib öelda, et kõige kiiremini kasvab haavaleht 10.—12. päevani pärast pungade puhkemist, seejärel kasv järk-järgult aeglustub ja lõpeb ligikaudu 30. päeval. Lehtede kuivainesisaldus suureneb pidevalt — vaatluse algul on see 20—25%, täiskasvanud lehtedel 40—45%. Lehelaba pikkuse ja laiuse ning rootsu pikkuse varieeruvus kulgeb vähene-mise suunas. Kui vaatlusperioodi algul (kohe pärast pungade puhkemist) on vaja piisava täpsuse huvides mõõta 100—120 lehte, siis kasvu lõppedes aitab 40—50 lehest. Lehemassi andmed varieeruvad palju suuremal määral kui lineaarparameetrite omad. Usaldusväärsete keskmiste saamiseks tuleb mõõta umbes 300 lehte.

Olo TAMM, Vello ROSS

REGULARITIES IN THE GROWTH OF ASPEN LEAVES

During the years 1970—72, the growth dynamics of aspen leaves were studied at Alatskivi and Tähtvere Forest Districts near Tartu. For purposes of observation, trees were selected from 5 different stands, which were 25—30 years old on an average. Each observation area consisted of 10 trees, and 15 leaves of each tree were selected from the middle layer of the southern side of the crown for measurement. In 1970, the measurements were made uniformly at intervals of 5 days. In the next year, they were carried out at intervals of 3 days immediately after the budding of the leaves. Later the intervals between the successive measurements were gradually increased to 5, 7, 10 and 12 days. In 1972, as the intensity of the growth of the leaves was generally known, the measurements were carried out six times only: 3, 10, 17, 24, 38 and 52 days subsequent to budding.

Each time, the following leaf parameters on 100 leaves were determined: leaf blade length (a), leaf blade width (b), rib length (a'), leaf fresh weight (m_{Li}), and the thickness of 30 leaves (δ). Depending upon the size of the leaves, discs with an area of $S_n = 1, 2, 3$ or 3.5 cm^2 were cut from them and their fresh weight (m_{ni}) and dry weight (m_{nk}) determined. On the basis of the determined parameters, the relative dry matter content of the leaf (γ_L), the dry weight of the leaf blade (m_{Lk}), specific leaf weight for the fresh weight (σ_{Li}) and the dry weight (σ_{Lk}) as well as the leaf blade area (S_L) were computed.

On the basis of an analysis of the above data it may be concluded that the most intensive growth of aspen leaves takes place within the 10th—12th day of budding, subsequent to which it gradually slows down and ceases approximately in 30 days. The dry matter content of the leaves continually increases, beginning with the budding until the end of the period of observation, constituting 40—45% of the weight of the fully grown leaf. The variability in the length and width of the leaf blade as well as the rib length tends to decrease. Whereas at the beginning of the period of observation 100—120 leaves were required to be measured in order to obtain reliable mean values, at the end of the growth period 40—50 leaves were sufficient for the purpose. More variability is noticed in the values concerning the biomass of the leaves than in the linear parameters. For obtaining reliable mean values, 300 leaves ought to be measured.