

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Самарская Лука. 2008. – Т. 17, № 1(23). – С. 3-26

© 2008 Н.Н. Егорова, А.А. Кулагин*

АНАТОМИЧЕСКИЕ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АССИМИЛЯЦИОННОГО АППАРАТА И ПРОВОДЯЩИХ КОРНЕЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ЛЕСОРАСТИТЕЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Исследованы особенности развития тканей ассимиляционного аппарата и проводящих корней сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.), березы повислой (*Betula pendula* Roth.), тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.), произрастающих в экстремальных лесорастительных условиях. Выявлены адаптивные видоспецифические изменения анатомической и морфологической организации древесных растений.

Ключевые слова: дендрэкология, адаптация, анатомия, морфология, ассимиляционный аппарат, проводящие корни, экстремальные лесорастительные условия.

Egorova N.N., Kulagin A.A.

ANATOMIC AND MORPHOLOGICAL SPECIALTIES OF ASSIMILATION STRUCTURE OF PROVING UNDER GROUND PARTS OF TREE PLANTS AT EXTREME FOREST-GROWING CONDITIONS

The specialties of development of materials of assimilation structure and proving under ground parts of *Pinus sylvestris* L., *Larix sukaczewii* Dyl., *Betula pendula* Roth., *Populus balsamifera* L. will be growing at extreme forest-growing conditions are researching. The adaptive of type's specification of changes anatomic and morphological organization of tree plants are defended.

Key words: dendroecology, adaptation, anatomy, morphology, assimilation structure, proving under ground parts, extreme forest-growing conditions.

ВВЕДЕНИЕ

Лесная растительность и лесообразующие виды древесных растений произрастают в условиях относительно стабильных, но не редко оказываются и в критических экологических ситуациях. В последнее столетие антропогенные изменения в окружающей природной среде определяются как новые и значимые факторы в эколого-эволюционном отношении (Вернадский, 1926; Ферсман, 1958).

Цель данной работы – охарактеризовать состояние насаждений и изучить сезонные изменения анатомо-морфологических признаков ассимиляционных органов и проводящих корней сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.), березы повислой

* Институт биологии Уфимского научного центра РАН, г. Уфа.

(*Betula pendula* Roth), тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.), произрастающих в экстремальных лесорастительных условиях.

В задачи исследований входило:

- оценить относительное жизненное состояние (ОЖС) насаждений древесных растений, произрастающих в экстремальных лесорастительных условиях;

- охарактеризовать анатомо-морфологические изменения ассимиляционного аппарата и проводящих корней древесных растений;

- выявить общие и видоспецифические адаптивные реакции изучаемых древесных растений при действии комплекса природных и техногенных факторов.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Оценка относительного жизненного состояния древостоев. В лесных насаждениях по общепринятым методикам (Сукачев, 1966) закладывались пробные площади. На каждой пробной площади производился сплошной перебор деревьев (не менее 200 шт.), определялся диаметр и высота всех деревьев. Определение относительного жизненного состояния (ОЖС) древостоев позволяет дать комплексную оценку их состояния под действием экологических факторов. За основу была взята методика В.А.Алексеева с соавторами (1990), с некоторыми изменениями применительно к лиственным древесным породам, в соответствии с их биологическими особенностями. В ходе перебора с помощью бинокля (БПЦ 7x50) проводили визуальную оценку следующих диагностических признаков деревьев: густота кроны (в % от нормальной густоты), наличие на стволе мертвых сучьев (в % от общего количества сучьев на стволе), степень повреждения листьев токсикантами, патогенами и насекомыми (средняя площадь некрозов, хлорозов и объеданий в % от площади листа). ОЖС насаждений определялось по следующей шкале: здоровое насаждение, ослабленное, сильно ослабленное и полностью разрушенное.

Было заложено по пять пробных площадей в насаждениях сосны, березы, тополя и три пробных площади в насаждениях лиственницы. Пробные площади располагаются близ города Сибай (на отвалах Сибайского филиала Учалинского горно-обогачительного комбината), близ города Учалы (на отвалах Учалинского горно-обогачительного комбината), близ города Кумертау (на отвалах Кумертауского бурогоугольного разреза), в городе Стерлитамаке (промышленная зона) и на Уфимском плато (многолетняя почвенная мерзлота). Возраст насаждений составлял 40-50 лет на отвалах УГОК, СФ УГОК, КБР и в СПЦ и 80-120 лет на УП. Исследования проводились в период с 1996 по 2006 гг. Объекты исследований: сосна обыкновенная, лиственница Сукачева, береза повислая и тополь бальзамический. На каждой пробной площади отбор образцов производился по схеме: ассимиляционный аппарат 100 шт. из средней части кроны, корневая проводящая система по 50 шт. на глубине 10-30 см.

Приготовление временных и постоянных препаратов проводили по общепринятым методикам (Барыкина и др., 1963, 2004; Паушева, 1974; Туркевич, 1967). Препараты изучали при помощи светового микроскопа Amplival (Carl Zeiss Jena, Germany) при различном увеличении объектива. Срезы фотографировали цифровым фотоаппаратом Olympus Camedia C 4000 (Olympus LTD, Japan) при 192-х кратном увеличении.

Статистическая обработка фактического материала проводилась общепринятыми методами (Зайцев, 1990) с использованием пакета программ MS Excel 2000.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТООБИТАНИЙ

Возникшее около 250 млн. лет назад *Уфимское плато* (УП) сложено сакмаро-артинскими известняками и отчасти известкововидными доломитами (Кадильникова, 1967; Ишмурзина, Смирнова, Абзалов, 1977). Эти породы часто кремнистые (Абдрахманов, 1993), а на отдельных участках сильно фосфоритизированы, вплоть до пластовых фосфоритов (Вахрушев, 1960). Поверх этих пород в большинстве случаев развит маломощный элювио-делювий из хрящеватых глин и тяжелых суглинков, чаще всего сильно карбонатных, но в центральной части плато по правобережью р. Юрюзань во многих местах коренные породы перекрыты третичными (пермскими) бескарбонатными глинами, которые встречаются изредка и в других частях плато (Вахрушев, 1960). ГТК изменяется в пределах 1,2 - 1,4 (Агроклиматические ресурсы ..., 1976).

Многолетняя почвенная мерзлота открыта гидрологом А.Г. Лыкошином в начале 50-х годов XX-го столетия при изыскательных работах на Павловском створе (Лыкошин, 1952). В 1971 г. мерзлотность грунтов была обнаружена на глубине 1-1,5 м при изучении зеленомошных ельников и сосняков. Многолетнее промерзание элювиально-делювиальной тощи известняка, нижних почвенных и подпочвенных слоев прослежено и ниже по течению от плотины Павловской ГЭС. Явление почвенной мерзлоты достаточно подробно охарактеризовано в фитоценотическом, почвенном, эколого-лесоведственном отношениях (Кулагин Ю.З., 1976; Кулагин Ю.З., 1978).

Промышленная зона г. Стерлитамака (СПЦ), рельеф характеризуется обширными низменными террасовыми полого-увалистыми равнинами. Большая часть территории района занята обширными степными пространствами, ныне распаханными, и лишь небольшие участки принадлежат широколиственным лесам. К поймам рек приурочены осокоревые и ольховые леса с примесью дуба, липы и вяза. Почвенный покров представлен типичными и выщелочными черноземами, местами темно-серыми и серыми лесными почвами. ГТК составляет от 0,8 до 1,0 (Агроклиматические ресурсы ..., 1976; Экономическая энциклопедия..., 2004; Физико-географическое районирование ..., 2005). Экологическая ситуация в данном районе обостряется загрязнением атмосферы, почвы и водных объектов нефтехимическими и химическими предприятиями, а также ТЭЦ и автотранспорта. Ос-

новная масса промышленных объектов сосредоточена в северной части города, где хронический аэротехногенный полиметаллический тип загрязнения является преобладающим.

Отвалы Кумертауского бурогольного разреза (КБР) (г. Кумертау) характеризуются большой неоднородностью состава отсыпных пород. Коренные породы представлены пермскими и третичными глинами, конгломератами, песчаниками, известняками, древнеаллювиальными песками и галечником. В связи с многообразием состава коренные породы различны и по реакции среды: кислые, слабокислые, щелочные (карбонатные). Техногенные почвогрунты и молодые почвы Кумертауских отвалов бедны азотом, подвижным фосфором и характеризуются сравнительно высоким количеством поглощенных оснований. Необходимо отметить, что отсыпка отвалов завершена более 30 лет назад и в настоящее время происходит процесс зарастания техногенно трансформированного ландшафта. Рельеф равнинный полого возвышенно - холмистый на юге и востоке. ГТК около 1,0 (Агроклиматические ресурсы ..., 1976; Баталов и др., 1989; Экономическая энциклопедия ..., 2004).

Отвалы Сибайского филиала Учалинского горно-обогатительного комбината (СФ УГОК) г. Сибай расположены в подзоне южной лесостепи Зауралья. Леса представлены березовыми колками по понижениям рельефа и на теневых склонах возвышенностей. Широколиственные породы отсутствуют. Рельеф равнино-увалистый. Отвалы СФ УГОК находятся в районе Башкирского горнорудного промышленного узла. Гидротермический коэффициент (ГТК по Селянину) 0,8 – 1,0 (Агроклиматические ресурсы ..., 1976; Экономическая энциклопедия ..., 2004; Физико-географическое районирование ..., 2005).

Отвалы Учалинского горно-обогатительного комбината (УГОК), расположены на юго-восточной границе подзоны предлесостепных сосново-березовых лесов. Преобладают сосновые и сосново-березовые леса, реже встречаются осиники, в заболоченных местах - березняки из березы пушистой (*Betula pubescens Ehrh.*). Рельеф низкогорный. Отвалы УГОК находятся на территории Белорецкого промышленного узла. ГТК 1,2 - 1,8 (Агроклиматические ресурсы ..., 1976; Экономическая энциклопедия ..., 2004; Физико-географическое районирование ..., 2005).

Отвалы медноколчаданных месторождений УГОК и СФ УГОК сложены крупногабаритными обломочными скальными плохо выветривающимися кварцитами, порфиритами, пиритами и глинами. Почвогрунты на этих отвалах характеризуются малым содержанием гумуса, слабощелочной реакцией среды и высоким содержанием (особенно почвогрунты СФ УГОК) поглощенных оснований. Почвогрунты бедны азотом и в большинстве случаев - фосфором (Баталов и др., 1989; Агроклиматические ресурсы ..., 1976; Физико-географическое районирование ..., 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Береза повислая (*Betula pendula* Roth)

Определено, что в экстремальных ЛРУ в течение вегетационного периода толщина отдельных тканей ассимиляционного аппарата увеличивается и наблюдается утолщение листовой пластинки на отвалах: СФ УГОК, УГОК, КБР и на МПМ (УП) (табл. 1).

Установлено, что в экстремальных условиях наблюдается увеличение толщины листовой пластинки березы, произрастающих на отвалах СФ УГОК, и КБР, на склонах северной экспозиции с МПМ, что свидетельствует о неспецифической реакции ассимиляционного аппарата березы на действие различных техногенных и природных экстремальных факторов внешней среды (рис. 1).

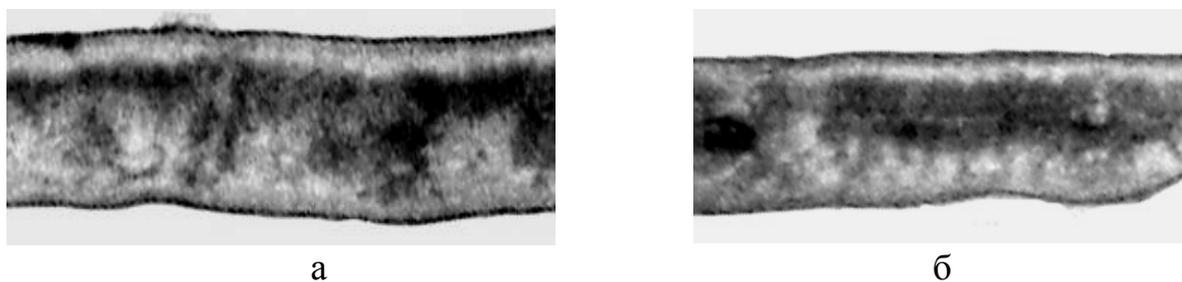


Рис. 1. Поперечные срезы ассимиляционного аппарата березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth):

а - произрастающей на отвалах Сибайского филиала Учалинского горно-обогатительного комбината; б - произрастающей на отвалах Кумертауского бурогоугольного разреза



Рис. 2. Поперечные срезы проводящих корней березы бородавчатой (*Betula pendula* Roth.):

а - произрастающей на отвалах Кумертауского бурогоугольного разреза;
б - произрастающей на многолетней почвенной мерзлоте Уфимского плато

Изменение мощности развития различных тканей листьев у растений, произрастающих в экстремальных условиях, связано с нарушением процессов роста и развития листьев. В целом это выступает как проявление

Таблица 1

*Сезонная динамика изменений размеров тканей ассимиляционного аппарата березы повислой (*Betula pendula* Roth), развивающейся в экстремальных лесорастительных условиях*

Пробная площадь	Сроки отбора образцов	Толщина тканей листовой пластинки, мкм					
		Верхняя кутикула	Верхний эпидермис	Столбчатая паренхима	Губчатая паренхима	Нижний эпидермис	Нижняя кутикула
1	2	3	4	5	6	7	8
СФ УГОК	июнь	0,92±0,04	1,39±0,08	6,00±1,65	7,11±0,20	0,89±0,57	0,71±0,06
	июль	1,01±0,07	2,08±0,27	5,04±0,37	9,81±1,23	0,96±0,10	0,73±0,07
	август	1,19±0,07	1,44±0,14	4,79±0,14	9,36±0,53	0,84±0,03	0,74±0,03
УГОК	июнь	0,74±0,06	0,89±0,11	5,86±0,38	6,80±0,45	0,73±0,03	0,60±0,06
	июль	0,95±0,02	1,58±0,05	4,05±0,20	6,64±0,44	0,76±0,03	0,63±0,02
	август	0,87±0,03	0,81±0,06	6,08±0,08	16,55±0,56	0,99±0,06	0,66±0,56
КБР	июнь	0,86±0,04	1,40±0,11	5,90±0,42	5,83±0,53	0,81±0,05	0,59±0,02
	июль	0,82±0,06	1,53±0,12	4,47±0,22	6,99±0,38	0,79±0,07	0,59±0,08
	август	0,92±0,04	1,92±0,04	4,62±0,16	7,90±0,54	0,99±0,05	0,71±0,04
СПЦ	июнь	0,86±0,06	1,43±0,06	5,27±0,55	8,06±0,26	0,74±0,05	0,63±0,02
	июль	0,84±0,04	1,23±0,06	4,32±0,36	6,42±0,70	0,81±0,08	0,52±0,03
	август	0,77±0,03	1,19±0,09	4,08±0,24	6,22±0,50	0,71±0,07	0,52±0,03
УП	июнь	0,79±0,02	1,58±0,05	5,02±0,16	6,67±0,18	0,69±0,02	0,5±0,04
	июль	0,87±0,10	1,60±0,08	4,42±1,56	9,16±0,29	0,76±0,01	0,8±0,05
	август	0,78±0,08	2,10±0,10	4,59±0,23	8,69±0,63	0,96±0,05	0,74±0,09

Примечание: здесь и далее в таблицах: ± показывает стандартную ошибку при проведении описательной статистики. Жирным шрифтом выделены максимальные и минимальные значения толщины ткани.

Таблица 2

**Сезонная динамика изменений размеров тканей проводящих корней
березы повислой (*Betula pendula* Roth), развивающихся в экстремальных лесорастительных условиях**

Пробная площадь	Сроки отбора образ- цов	Толщина тканей проводящих корней, (%)				
		перидерма	флоэма	камбий	вторичная древесина	первичная древесина
СФ УГОК	июнь	12,00±2,08	10,34±0,67	1,33±0,33	71,33±3,18	5,00±0,58
	июль	23,01±1,53	14,33±0,33	1,33±0,33	44,33±2,19	17,00±2,08
	август	9,33±0,67	13,00±2,31	2,00±0,58	60,67±3,18	15,00±1,53
УГОК	июнь	17,33±0,67	11,67±0,88	1,00±0,01	55,67±2,03	14,33±1,20
	июль	20,50±0,50	8,50±0,50	1,00±0,01	58,50±1,50	11,50±1,50
	август	25,00±1,00	9,50±1,50	1,50±0,50	53,00±0,01	11,00±1,00
КБР	июнь	16,00±4,00	10,00±4,00	2,50±1,50	61,00±13,00	10,50±3,50
	июль	18,33±2,85	10,00±0,58	2,67±0,67	49,67±7,06	19,33±6,17
	август	17,33±3,76	10,00±1,00	1,00±0,01	59,00±6,66	12,67±2,03
СПЦ	июнь	18,00±1,08	10,00±0,01	1,00±0,01	63,00±6,33	8,00±1,15
	июль	16,00±0,58	11,33±1,45	2,33±0,88	53,67±6,01	16,67±3,28
	август	16,50±2,50	10,00±0,01	1,50±0,50	60,00±8,00	12,00±5,00
УП	июнь	37,00±5,00	23,50±0,5	2,00±0,01	24,00±4,00	13,50±1,50
	июль	15,33±0,33	8,00±1,15	3,00±1,00	60,00±3,46	13,67±2,67
	август	19,67±2,03	8,33±1,45	3,33±0,33	57,33±4,84	13,32±0,03

адаптивной реакции ассимиляционного структурно-функционального комплекса, обеспечивающего успешное произрастание березы в экстремальных ЛРУ.

При характеристике строения проводящей корневой системы установлено, что в экстремальных условиях произрастания в течение вегетационного периода происходит постепенное утолщение древесины в условиях СПЦ, а уменьшение – на отвалах УГОК (табл. 2).

У березы толщина тканей корней увеличивается в г. Кумертау и на УП. Уменьшение покровных тканей в проводящей системе корней происходит в СПЦ, а увеличение – на отвалах УГОК (рис. 2).

Тополь бальзамический (*Populus balsamifera* L.)

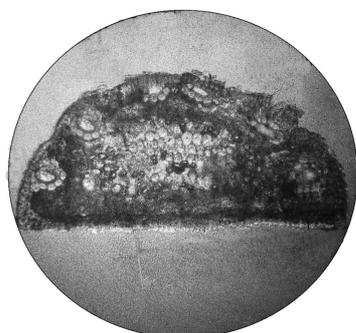
Тополь не произрастает на УП при этом у растений этого вида наблюдается утолщение листовой пластинки на отвалах (СФ УГОК, УГОК, КБР) и в условиях СПЦ (табл. 3).

Установлено, что у тополя, произрастающего в разных природных и техногенных экстремальных ЛРУ адаптивные реакции ассимиляционного аппарата к условиям внешней среды проявляются сходным образом.

Результаты исследований свидетельствуют об изменениях значений толщины отдельных анатомических структур проводящих корней тополя бальзамического (табл. 4). Установлена четкая закономерность, проявляющаяся в постепенном увеличении покровных тканей на отвалах СФ УГОК, и соответственно уменьшение объема древесины в течение вегетационного периода.

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.)

Установлены значительные различия в строении ассимиляционного аппарата сосны. Показано (рис. 3), что характерной особенностью в анатомической организации хвои сосны является утолщение слоевхвои первого, второго и третьего года за весь период вегетации на всех пробных площадях - на отвалах СФ УГОК, УГОК, КБР, в СПЦ и на УП (МПМ).



а



б

Рис. 3 Поперечные срезы ассимиляционного аппарата сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.):

а - произрастающей на отвалах Сибайского филиала Учалинского горно-обогатительного комбината; б - произрастающей на многолетней почвенной мерзлоте Уфимского плато.

Таблица 3

Сезонная динамика изменений размеров тканей ассимиляционного аппарата тополя бальзамического (Populus balsamifera L.) в экстремальных лесорастительных условиях

Пробная площадь	Сроки отбора образцов	Толщина тканей листовой пластинки, мкм					
		Верхняя кутикула	Верхний эпидермис	Столбчатая паренхима	Губчатая паренхима	Нижний эпидермис	Нижняя кутикула
СФ УГОК	июнь	0,54±0,06	0,86±0,02	6,51±0,47	6,77±0,28	0,66±0,05	0,60±0,04
	июль	0,71±0,02	0,72±0,04	6,80±1,23	8,15±0,32	0,84±0,06	0,55±0,03
	август	0,71±0,06	0,82±0,05	7,58±0,48	8,95±0,45	0,86±0,03	0,66±0,05
УГОК	июнь	0,54±0,06	0,86±0,02	6,51±0,47	6,77±0,28	0,66±0,05	0,60±0,04
	июль	0,78±0,06	0,92±0,14	8,59±0,43	8,34±0,98	0,91±0,03	0,62±0,06
	август	0,94±0,03	1,48±0,07	5,28±0,36	7,27±0,18	0,92±0,04	0,69±0,04
КБР	июнь	0,81±0,02	0,92±0,09	7,71±0,15	9,02±0,46	1,02±0,06	1,53±0,67
	июль	0,79±0,02	0,84±0,03	7,26±0,30	8,54±0,36	1,01±0,04	0,72±0,02
	август	0,71±0,04	0,97±0,08	7,91±0,26	10,20±0,16	0,99±0,05	0,72±0,03
СПЦ	июнь	0,54±0,08	0,72±0,14	5,11±0,50	6,09±0,97	0,82±0,08	0,63±0,02
	июль	0,67±0,08	0,83±0,04	7,11±0,57	8,84±0,50	0,95±0,06	0,59±0,06
	август	0,67±0,01	1,13±0,46	4,28±0,17	7,18±0,04	1,01±0,08	0,42±0,01

Таблица 4

Сезонная динамика изменений размеров тканей проводящих корней тополя бальзамического (Populus balsamifera L.), развивающихся в экстремальных лесорастительных условиях

Пробная площадь	Сроки отбора образцов	Толщина тканей проводящих корней, (%)				
		перидерма	флоэма	камбий	Вторичная древесина	первичная древесина
СФ УГОК	июнь	26,33±4,26	13,67±3,53	1,67±0,67	47,33±9,77	12,67±1,53
	июль	29,00±1,73	13,33±1,20	1,00±0,01	43,00±1,15	13,67±0,88
	август	33,00±4,16	13,67±0,88	3,67±1,45	37,00±5,57	12,68±0,33
УГОК	июнь	25,67±0,67	9,67±0,33	1,00±0,01	52,67±3,18	11,01±2,31
	июль	30,33±0,33	11,67±0,33	3,00±0,01	37,00±1,73	18,00±1,73
	август	25,33±1,86	17,67±1,86	1,00±0,01	45,00±1,00	11,00±1,01
КБР	июнь	30,00±1,00	17,50±4,50	1,50±0,50	33,00±4,00	18,00±0,01
	июль	29,50±1,50	15,00±0,01	3,00±0,01	29,00±1,00	23,50±2,50
	август	41,00±11,00	10,50±1,50	1,50±0,50	32,50±3,50	14,50±5,50
СПЦ	июнь	34,00±2,00	14,00±1,00	1,50±0,50	42,50±0,10	8,00±1,00
	июль	26,33±2,40	11,00±2,52	2,00±0,58	48,67±1,33	12,00±1,15
	август	33,00±1,00	12,67±1,45	2,33±0,33	37,67±3,18	14,33±2,33

Следует отметить, что у сосны толщина отдельных тканей хвоинок увеличивается в г. Кумертау, г. Стерлитамаке, г. Учалы и на УП в течение вегетационного периода. Каждый месяц вегетационного периода отличается друг от друга значительным увеличением внешних слоев, что проявляется в г. Стерлитамаке и Учалы, на УП.

Определено, что в экстремальных ЛРУ в течение вегетационного периода у сосны защитные слои проводящих корней в наибольшей степени развиты на отвалах СФ УГОК, в наименьшей - на УП. Флоэма проводящих корней интенсивно развивается у растений в условиях Стерлитамакского промышленного центра и многолетней почвенной мерзлоты. Проводящая система хорошо развита у растений произрастающих на отвалах СФ УГОК, УГОК и КБР.(табл. 5).

При характеристике корневых систем показано, что в экстремальных условиях произрастания в течение вегетационного периода соотношение площади смоляных ходов к площади поперечного среза корня увеличивается на отвалах: УГОК, КБР, в СПЦ и на МПМ (УП). На отвалах СФ УГОК процентное соотношение площади поперечного сечения корня к площади поперечного среза смоляных ходов не изменяется (рис. 4).

Таблица 5

Сезонная динамика изменений размеров тканей проводящих корней сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), развивающихся в экстремальных лесорастительных условиях

Пробная площадь	Сроки отбора образцов	Толщина тканей проводящих корней, (%)				
		перидерма	флоэма	камбий	вторичная древесина	первичная древесина
СФ УГОК	июнь	34,33±4,18	12,00±2,08	2,33±0,33	37,33±4,37	14,00±1,53
	июль	34,67±10,84	15,00±3,79	2,67±0,88	38,67±18,17	9,00±3,05
	август	22,50±4,50	7,50±0,50	2,50±0,50	59,50±7,50	8,00±3,00
УГОК	июнь	16,87±2,02	5,84±0,88	1,43±0,50	64,33±0,76	11,33±1,28
	июль	18,00±4,04	7,33±1,76	1,33±0,30	63,00±4,36	10,33±1,86
	август	21,00±2,00	8,67±0,88	2,33±0,33	63,00±3,60	5,00±0,58
КБР	июнь	22,00±1,00	8,67±0,33	2,00±0,01	51,67±3,76	15,67±2,73
	июль	24,00±2,30	8,3±0,67	2,00±0,01	54,00±3,51	11,67±1,20
	август	18,50±2,50	8,50±0,50	1,50±0,50	61,00±7,00	10,50±3,50
СПЦ	июнь	21,00±3,64	17,70±4,04	2,33±0,33	31,50±1,20	27,50±2,05
	июль	29,50±1,50	16,50±1,45	2,00±0,01	30,50±10,50	21,50±3,50
	август	34,50±17,50	11,00±0,01	2,50±0,50	40,50±19,50	11,50±1,50
УП	июнь	18,33±4,91	7,00±2,00	1,33±0,33	66,00±6,80	8,67±4,26
	июль	13,00±1,15	4,67±0,33	1,66±0,33	73,67±1,76	7,00±1,53
	август	26,00±3,00	8,00±1,00	15,00±0,50	56,00±1,00	8,50±2,50



Рис. 4. Поперечные срезы проводящих корней сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.):

а - произрастающей на отвалах Сибайского филиала Учалинского горно-обоготительного комбината; б - произрастающей на отвалах Учалинского горно-обоготительного комбината

Лиственница Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.)

Необходимо отметить, что на отвалах Башкирского Зауралья (СФ УГОК и УГОК) данный вид не произрастает.

Анализируя результаты исследований, следует отметить, что у лиственницы толщина отдельных тканей хвои увеличивается на отвалах КБР и в СПЦ в течение всего вегетационного периода (табл. 6). Закономерностей в изменениях анатомического строения хвои у лиственницы в экстремальных лесорастительных условиях не наблюдается. Следует отметить, что в хвое лиственницы имеется только два смоляных хода. Поэтому процентное соотношение площади смоляных ходов к площади поперечного среза хвои незначительное. Это можно объяснить тем, что смоляные ходы не успевают развиваться в течение вегетационного периода, а также следствием влияния комплекса экстремальных экологических факторов.

Результаты настоящих исследований показывают изменения значений толщины отдельных слоев проводящих корней лиственницы Сукачева (табл. 7). Установлено, что в экстремальных условиях произрастания в течение вегетационного периода происходит постепенное уменьшение доли древесины в проводящих корнях растений, произрастающих на территории СПЦ и отвалов КБР. При этом происходит увеличение размеров покровных тканей проводящих корней.

Процентное соотношение площади смоляных ходов к площади поперечного среза хвои изменяется в пределах от 0,6 до 1,6%. На отвалах КБР к концу вегетации уменьшается на 0,2%; в условиях СПЦ за период вегетации увеличивается до 0,5%; на УП за период вегетации увеличивается на 0,2%.

Таблица 6

**Сезонная динамика изменений размеров тканей ассимиляционного аппарата
лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.), развивающихся в экстремальных лесорастительных условиях**

Название ткани	Экотопы								
	отвалы Кумерстауского бурогоугольного разреза			Стерлитамакский промышленный центр			Уфимское плато		
	июнь	июль	август	июнь	июль	август	июнь	июль	август
Верхняя эпидермис	1,05±0,21	1,1±0,16	0,84±0,01	0,84±0,01	0,95±0,11	1,26±0,01	0,84±0,01	0,84±0,01	0,84±0,01
Верхняя гиподерма	0,95±0,11	0,84±0,01	0,84±0,01	1,05±0,21	0,89±0,05	1,05±0,21	0,84±0,01	0,84±0,01	0,84±0,01
Верхняя столбчатая паренхима	6,83±0,95	5,67±0,21	6,41±1,37	3,89±0,11	4,95±0,30	5,46±0,42	4,31±0,11	3,47±0,74	2,73±0,63
Верхняя эндодерма	1,41±0,15	1,68±0,01	1,58±0,11	1,26±0,01	1,26±0,01	1,89±0,21	0,95±0,11	1,26±0,01	1,58±0,11
Верхняя трансфузион- ная паренхима	1,58±0,11	1,26±0,42	1,68±0,42	2,1±0,84	1,05±0,01	2,52±0,42	1,79±0,11	1,58±0,32	1,58±0,53
Склеренхима.	0,84±0,01	0,63±0,01	0,84±0,01	0,63±0,21	0,74±0,11	0,84±0,01	0,95±0,11	0,84±0,01	0,53±0,11
Нижняя трансфузионная па- ренхима	1,68±0,13	1,05±0,01	2,31±0,21	1,47±0,21	1,16±0,32	1,26±0,01	1,26±0,01	1,68±0,01	1,05±0,21
Ксилема	2,25±0,27	1,47±0,01	1,89±0,21	2,1±0,01	1,79±0,11	2,1±0,01	2,1±0,01	1,68±0,01	1,79±0,11
Флоэма	2,31±0,34	1,47±0,01	1,89±0,21	2,1±0,01	1,79±0,11	1,89±0,21	2,1±0,01	1,68±0,01	1,79±0,11
Нижняя эндодерма	1,53±0,15	1,47±0,01	1,79±0,11	1,58±0,11	1,1±0,05	1,47±0,21	1,26±0,21	1,26±0,01	1,68±0,01
Нижняя столбчатая паренхима	4,89±0,15	5,88±0,01	4,62±1,26	5,67±1,05	4,73±0,53	6,93±1,05	5,04±0,84	2,73±0,21	3,68±0,11
Нижняя гиподерма	0,84±0,01	1,16±0,11	0,84±0,01	0,84±0,01	0,95±0,11	0,84±0,01	0,74±0,11	1,05±0,21	0,84±0,01
Нижний эпидермис	1,03±0,11	1,26±0,01	0,84±0,01	0,84±0,01	0,95±0,11	1,26±0,01	0,84±0,01	1,05±0,21	0,84±0,01

Таблица 7

**Сезонная динамика изменений размеров тканей проводящих корней лиственницы Сукачева
(*Larix sukaczewii* Dyl), развивающихся в экстремальных лесорастительных условиях**

Название ткани	Экотопы								
	отвалы Кумерстауского бурогоугольного разреза			Стерлитамакский промышленный центр			Уфимское плато		
	июнь	июль	август	июнь	июль	август	июнь	июль	август
перидерма	21,00±5,00	26,00±4,00	30,33±2,33	23,00±5,00	24,00±0,01	47,00±4,00	25,67±1,45	31,67±2,90	22,00±2,00
флоэма	10,50±1,50	10,50±1,50	11,33±1,45	8,54±0,06	8,50±0,50	12,50±2,50	8,67±0,67	13,67±2,03	11,00±1,36
камбий	2,00±0,01	3,50±0,50	2,33±0,33	2,50±0,50	2,50±0,50	2,00±0,01	1,67±0,33	2,67±0,33	2,00±0,01
вторичная дре- весина	52,50±6,50	40,5±7,50	44,33±2,84	49,00±1,16	49,00±1,00	33,00±7,00	54,33±0,33	35,67±3,92	53,00±3,01
первичная дре- весина	14,00±1,00	19,50±1,50	11,67±0,33	16,96±1,03	16,00±1,00	5,50±0,50	9,67±1,76	16,33±1,45	12,00±0,33

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Оценка относительного жизненного состояния древостоев

Общее состояние березовых насаждений исследованных экотопов по сравнению с другими исследуемыми древесными породами характеризуется как наилучшее. Насаждения на УП отнесены к категории “здоровые” (ОЖС составляет 96,7%). Остальные березняки характеризуются как “ослабленные”. ОЖС составляет 66,8% (СПЦ), 69,8% (отвалы СФ УГОК), 73,1% (отвалы УГОК) и 75,7% (отвалы КБР). Наименьший уровень плодоношения зафиксирован в березняках, произрастающих на УП и отвалах КБР – 1-2 балла, наибольший – на отвалах УГОК и СФ УГОК – 3-4 балла, промежуточное положение занимают насаждения в СПЦ – плодоношение 2-3 балла. Процесс естественного возобновления успешно протекает на отвалах УГОК, где количество “мелкого” и “крупного” подроста составляет соответственно 3400 и 600 шт./га. Значительно меньше подроста обнаруживается на отвалах СФ УГОК и КБР, а также на УП – 210/150, 20/0 и 100/75 шт./га соответственно. В культурах березы, произрастающих в условиях СПЦ, подрост не обнаружен вследствие разрастания травянистой растительности.

ОЖС насаждений тополя в СПЦ составляет 75%. Насаждение отнесено к категории “ослабленных”. Естественного возобновления под пологом этих насаждений нет из-за формирования травяного покрова и слабого плодоношения (0-1 балл). Плодоношение тополей, произрастающих на отвалах КБР, СФ УГОК и УГОК не отмечается. Вместе с тем, отмечается зарастание отвалов СФ УГОК и УГОК за счет растений-обсеменителей с прилегающих территорий – до 280 шт./га (мелкого и крупного подроста) и 30 шт./га (все относятся к категории мелкого), соответственно.

Характеризуя ОЖС сосняков на УП (78,6%), а также на отвалах КБР (67,2%), СФ УГОК (66,4%) и УГОК (77,8%), можно сделать заключение, что все они относятся к категории “ослабленных”, при этом сосновые насаждения в СПЦ отнесены к категории “сильно ослабленных” - их ОЖС составляет 47,6%. Наибольшее плодоношение отмечено в сосняках на отвалах УГОК – 3-4 (единично 5) баллов, что является основой успешного семенного возобновления-зарастания отвалов – 17500 мелкого и 5200 шт./га крупного подроста. На УП отмечается плодоношение на уровне 2-3 баллов и около 2000 растений мелкого и 650 шт./га крупного подроста. На отвалах КБР слабому уровню плодоношения (2 балла) соответствует незначительное количество мелкого и крупного подроста – 200 и 100 шт./га. Несмотря на плодоношение деревьев на уровне 1-2 баллов, подрост в культурах сосны в СПЦ не обнаружено, что может быть связано с формированием мощного травяного покрова. На отвалах СФ УГОК лишь единичные деревья сосны плодоносят (0-1 балл) и количество подроста на отвалах незначительно – 20 шт./га мелкого и 15 шт./га крупного подроста.

ОЖС насаждений лиственницы снижается в ряду биотопов УП (около 100% “здоровое”) > СПЦ (74% “ослабленное”) > отвалы КБР (55% “сильно

ослабленное”). Плодоношение лиственничников представляет следующий ряд: УП = отвалы КБР (3-4 балла) > СПЦ (2-3 балла). Естественного возобновления лиственницы не отмечается в СПЦ и на УП, но на отвалах КБР имеются единичные растения, отнесенные к категории “крупного подроста”. Ослабление состояния древостоев обусловлено совокупным действием природных и техногенных факторов, причем роль последних в представленном ряду постоянно увеличивается.

Сравнительная характеристика строения ассимиляционных органов древесных растений, произрастающих в экстремальных ЛРУ

Следует отметить, что характерной особенностью анатомической организации листьев является их высокая изменчивость в зависимости от освещения, водообеспеченности и температурных режимов, а также интенсивностью поступления техногенных окружающую среду (Гамалей, 2004).

Установлено, что у березы в экстремальных условиях произрастания в течение вегетационного периода толщина отдельных слоев увеличивается. Утолщение листовой пластинки наблюдается на отвалах: СФ УГОК, УГОК, КБР и на УП (МПМ). У тополя наблюдается утолщение листовой пластинки на отвалах: СФ УГОК, УГОК, КБР и в СПЦ (рис. 5).

Выявлены значительные отличия в строении ассимиляционного аппарата сосны. Показано, что характерной особенностью в анатомической организации хвои сосны является закономерность утолщения слоев хвои первого, второго и третьего года за весь период вегетации на всех пробных площадях - на отвалах СФ УГОК, УГОК и КБР, в СПЦ и на УП. Увеличение толщины отдельных слоев хвои происходит при действии на растения экстремальных экологических факторов, таких, как многолетняя почвенная мерзлота, избыточное содержание солей в растительном субстрате и хроническое азротехногенное полиметаллическое загрязнение окружающей среды. Следует отметить, что на поверхности эпидермиса хвои в качестве защитного элемента появляется восковой налет, что также рассматривается как адаптивная реакция растений на ухудшение ЛРУ. Формирование хвои с небольшой толщиной слоев и снижение ее биомассы хвои направлено на реализацию адаптации к экстремальным лесорастительным условиям посредством усиления ее ксероморфности.

Показана изменчивость некоторых признаков анатомо-морфологических особенностей в строении ассимиляционного аппарата у лиственницы. Характерно различное анатомическое строение хвои лиственницы, а также свойственно значительное изменение размеров и формы клеток тканей хвои. На всех пробных площадях четкой закономерности в изменениях анатомических особенностей хвои у лиственницы в экстремальных ЛРУ произрастания не обнаружено. Уменьшение толщины слоев хвои лиственницы – общая адаптивная реакция на такие экстремальные факторы: как почвенная мерзлота и техногенное загрязнение, которые непосредственно влияют на формирование и рост хвои (рис. 5а, б).

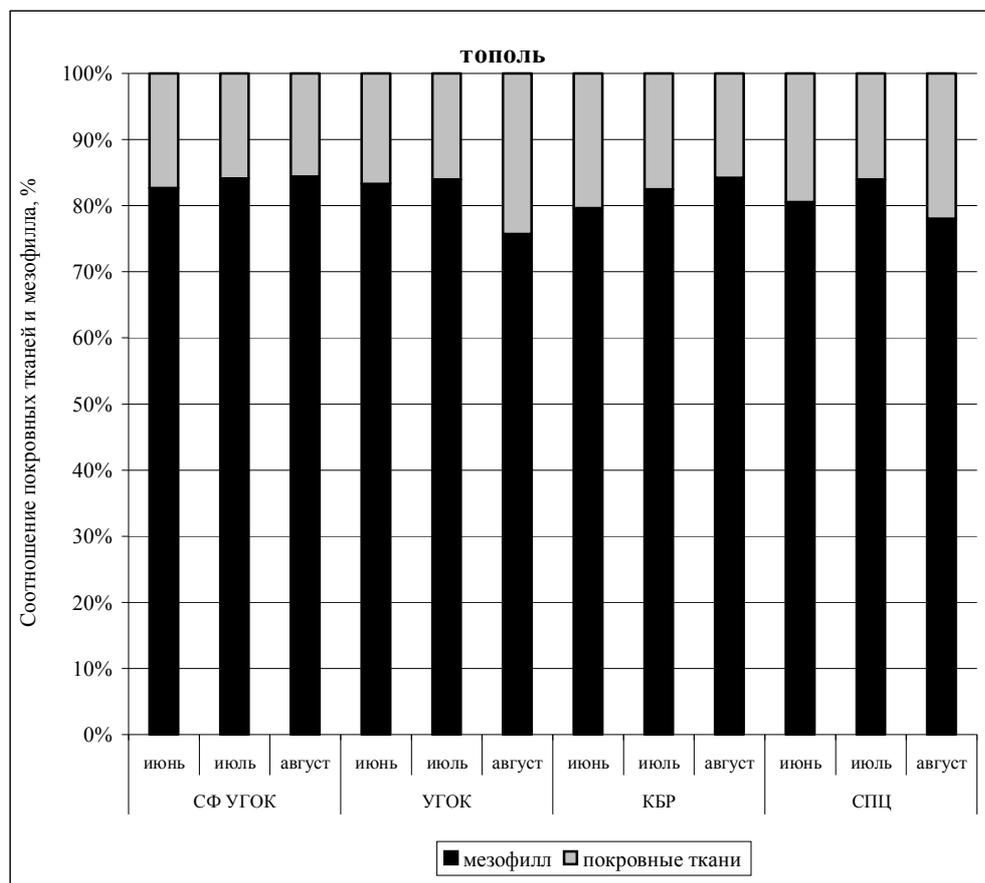
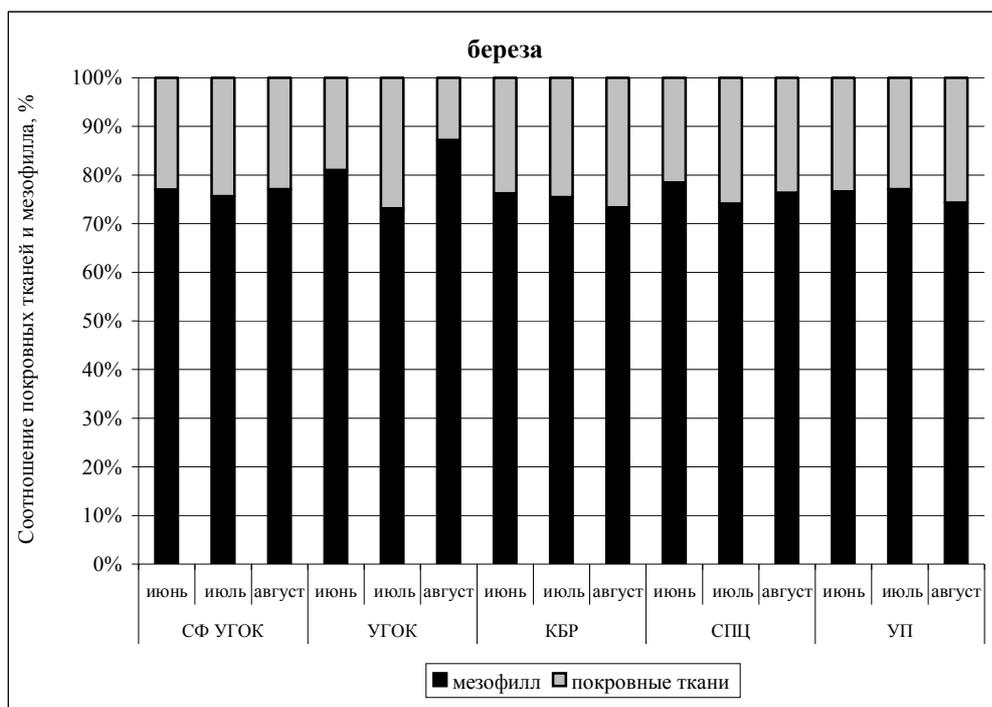


Рис. 5а. Соотношение величин покровных тканей и мезофилла (%) ассимиляционного аппарата березы повислой (*Betula pendula* Roth) и тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.), произрастающих в экстремальных лесорастительных условиях

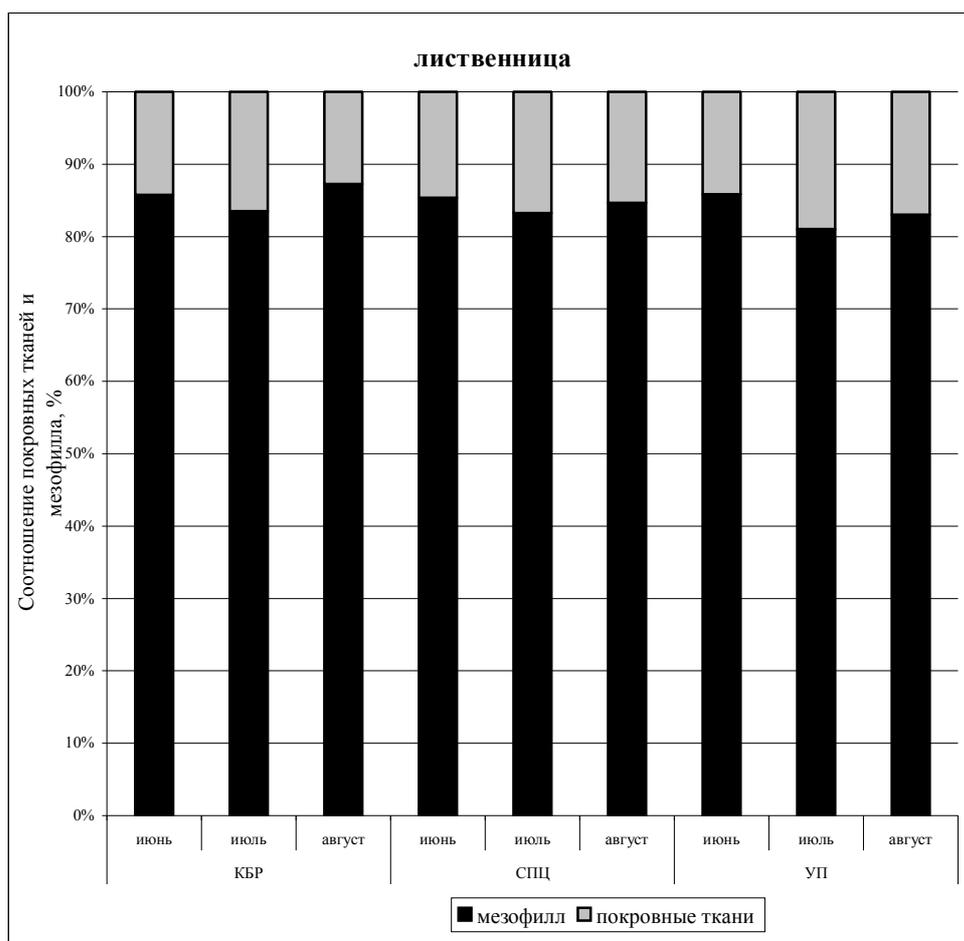
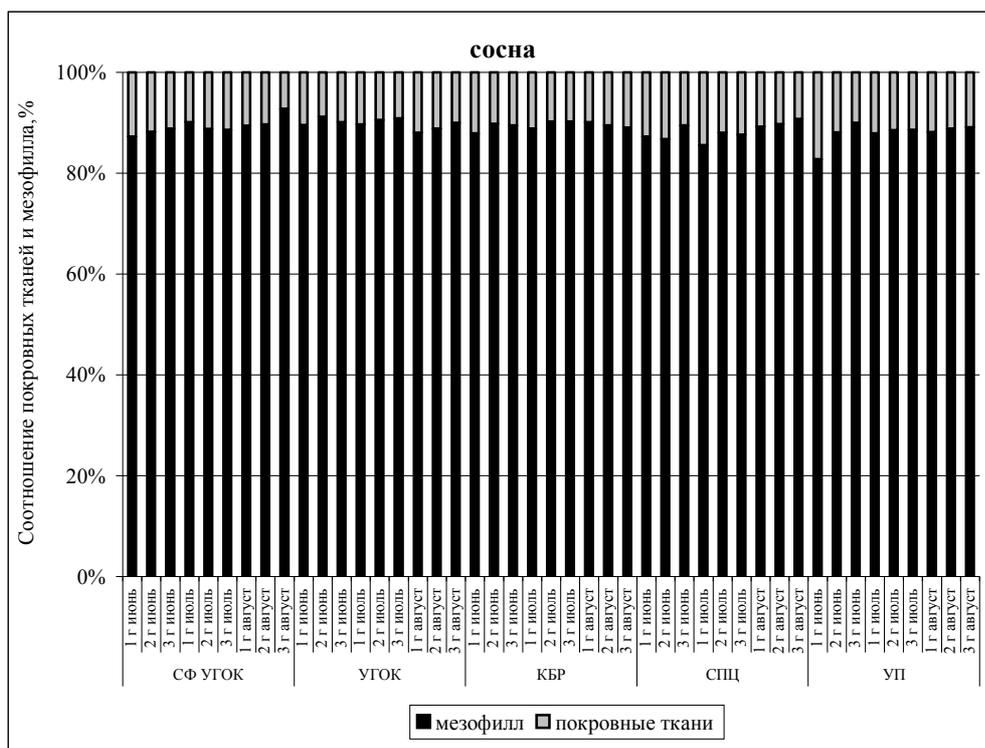


Рис. 5б. Соотношение величин покровных тканей и мезофилла (%) ассимиляционного аппарата, сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.), произрастающих в экстремальных лесорастительных условиях

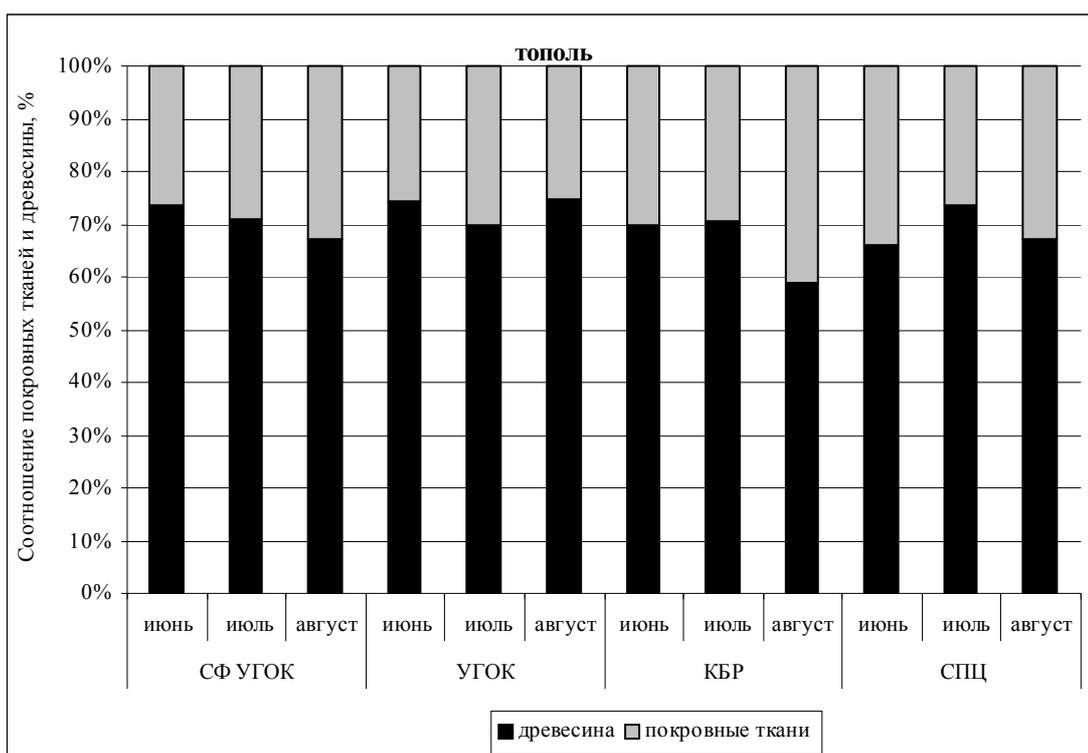
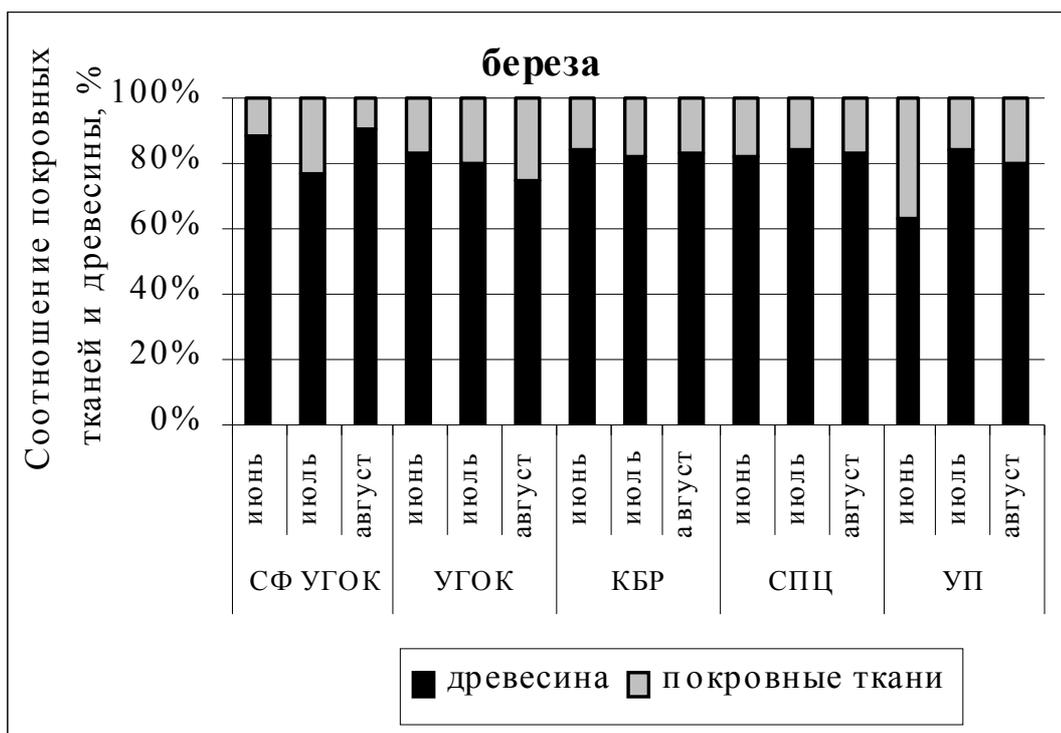


Рис. 6а. Соотношение величин покровных тканей и древесины (%) проводящих корней березы повислой (*Betula pendula* Roth) и тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.), произрастающих в экстремальных лесорастительных условиях

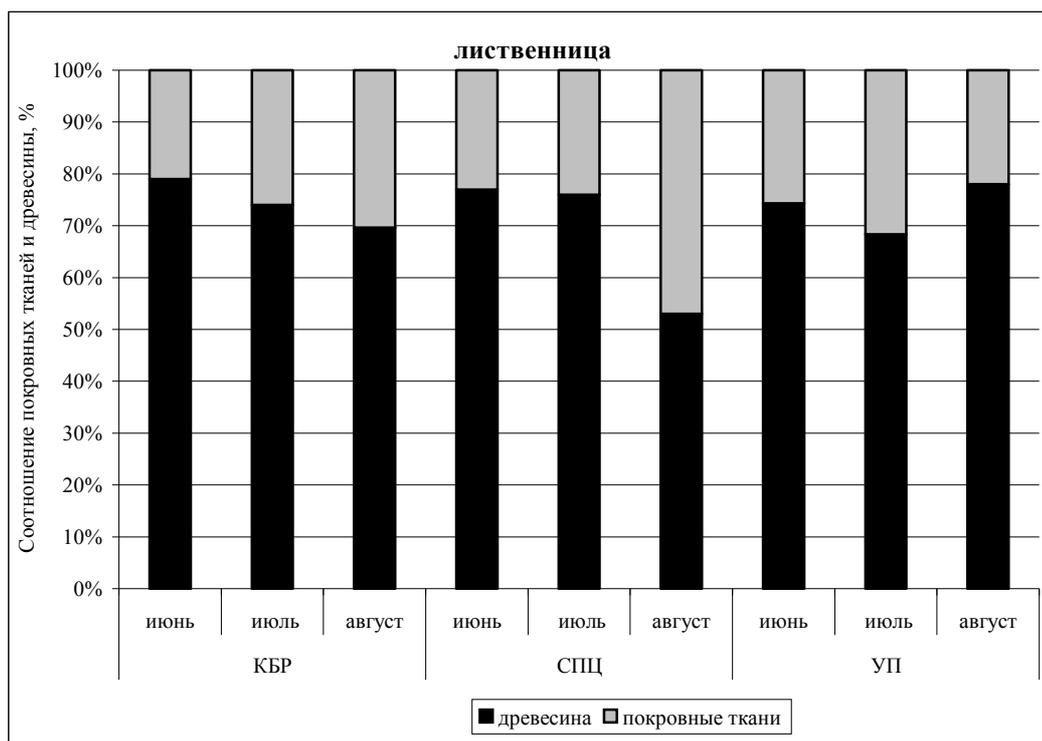
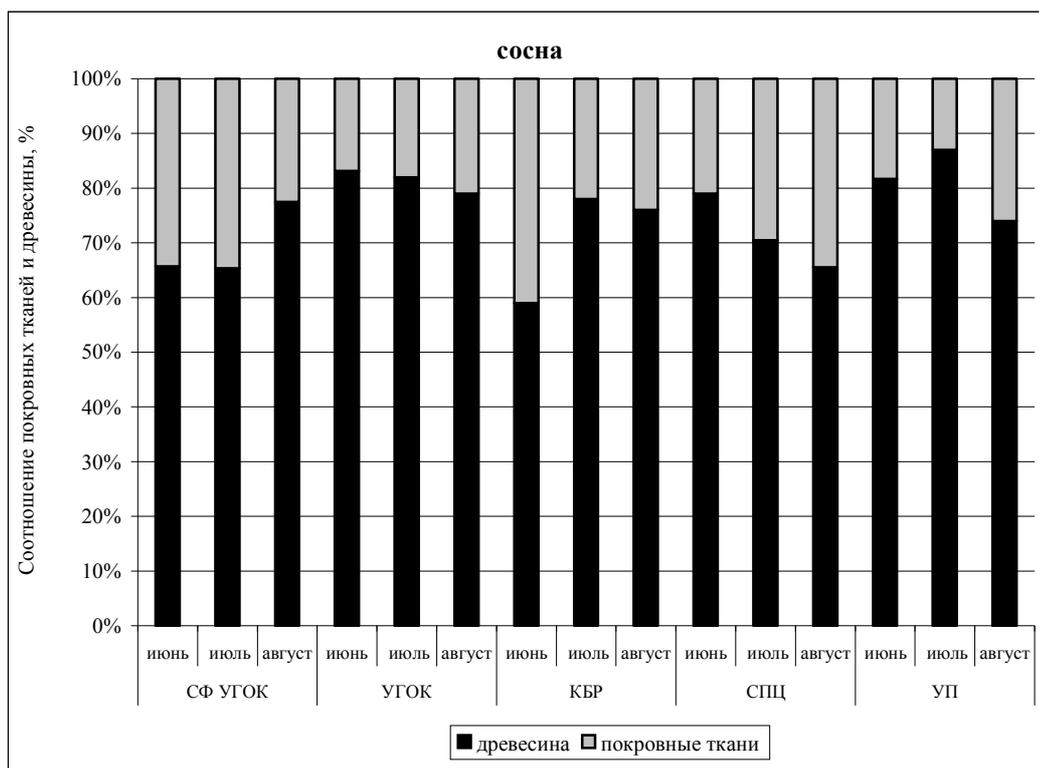


Рис. 6б. Соотношение величин покровных тканей и древесины (%) проводящих корней сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и лиственницы Сукачева (*Larix sukaczewii* Dyl.), произрастающих в экстремальных лесорастительных условиях

Сравнительная характеристика строения проводящих корней древесных растений, произрастающих в экстремальных ЛРУ

Показано, что в экстремальных условиях произрастания у березы (рис. 6) покровные ткани максимально развиваются на отвалах СФ УГОК в июне (экстремально высокие температуры и дефицит влаги). Аналогичная картина в начале вегетационного периода на МПМ (УП), где покровные ткани обеспечивают защиту проводящих корней от воздействия низких температур. Проводящая система, осуществляющая транспорт веществ, хорошо развита в корнях березы в СПЦ и на КБР (рис 6).

У тополя, произрастающего в СПЦ, развиты покровные ткани проводящих корней в СПЦ. Показательно, что в начале вегетационного периода на отвалах КБР толщина флоэмы в корнях тополя минимальна, а к концу вегетации – достигает максимальных значений. Проводящая система развита в корнях тополя на отвалах УГОК и КБР (рис. 6 а,б).

Покровные ткани проводящих корней развиты у растений сосны на отвалах СФ УГОК в начале вегетационного периода - на МПМ (УП) (рис. 6).

У лиственницы формируются мощные покровные ткани в условиях СПЦ, а минимальные - на МПМ. В то же время проводящие ткани лиственницы хорошо развиты в условиях на МПМ и на отвалах КБР (рис. 6).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видоспецифические и общие реакции древесных растений на воздействие экстремальных экологических факторов служат основой устойчивости и определяют адаптивный потенциал лесообразующих видов.

Определение относительного жизненного состояния в сочетании с анатомическими и морфологическими характеристиками растений позволяет установить не только статус древостоев, но также выявить причины и тенденции негативных изменений. Общее состояние березняков в различных условиях произрастания по сравнению с другими насаждениями, характеризуется как наилучшее. Относительное жизненное состояние большинства исследованных древостоев других древесных пород характеризуется как “ослабленное”. При этом в условиях многолетней почвенной мерзлоты (березняки и сосняки – “здоровые”) относительное жизненное состояние насаждений выше, чем у всех пород на техногенных местообитаниях. Плодоношение изменяется в пределах 0-5 баллов и наилучшие показатели характерны для техногенных экотопов (все породы кроме лиственницы). Возобновительный процесс идет “удовлетворительно” только на отвалах Учалинского горно-обогачительного комбината, где отмечено успешное заселение площадей сосной и березой, для всех остальных биотопов и пород возобновление характеризуется как “неудовлетворительное” поскольку количество мелкого подроста не превышает 2000 шт./га.

Сезонные анатомо-морфологические изменения строения ассимиляционных органов и проводящей корневой системы носят адаптивный характер и необходимы для выживания растений в экстремальных лесорас-

тительных условиях. Для ассимиляционных органов березы в экстремальных условиях произрастания в течение вегетационного периода характерно общее увеличение толщины листа, при этом в наибольшей степени увеличение толщины листьев происходит за счет мезофилла. Показано, что в экстремальных лесорастительных условиях покровные ткани проводящих корней в наибольшей степени выражены на отвалах Сибайского филиала Учалинского горно-обогатительного комбината, а в наименьшей – на отвалах Кумертауского бурогольного разреза. Наибольших размеров проводящая ткань достигает к середине вегетации при развитии растений в условиях многолетней почвенной мерзлоты. Отмечается, что проводящая система хорошо развита у корней растений, развивающихся в условиях Стерлитамакского промышленного центра и на отвалах Кумертауского бурогольного разреза.

У растений тополя на отвалах Сибайского филиала Учалинского горно-обогатительного комбината, Учалинского горно-обогатительного комбината, Кумертауского бурогольного разреза и на территории Стерлитамакского промышленного центра наблюдается утолщение листовой пластинки. Это происходит за счет эпидермиса и кутикулы. Для проводящих корней показано, что внешние защитные слои интенсивно формируются у растений, произрастающих в Стерлитамакском промышленном центре, а в наименьшей степени – на отвалах Учалинского горно-обогатительного комбината. К середине вегетации флоэма достигает максимальных размеров и в этот период происходит интенсивное отложение запасных веществ. Проводящая система проводящих корней хорошо развита у тополей, произрастающих на отвалах Учалинского горно-обогатительного комбината и Кумертауского бурогольного разреза. В условиях Стерлитамакского промышленного центра развитие проводящей системы корней выражено в наименьшей степени.

Показано, что характерной особенностью в анатомической организации сосны является закономерность увеличения объема тканей хвои первого, второго и третьего года в течение всего периода вегетации во всех условиях произрастания. Утолщение хвои обусловлена развитием мезофилла. В экстремальных лесорастительных условиях у сосны защитные слои проводящих корней в наибольшей степени развиты на отвалах Сибайского филиала Учалинского горно-обогатительного комбината, в наименьшей – на Уфимском плато. Флоэма проводящих корней интенсивно развивается у растений в условиях Стерлитамакского промышленного центра и многолетней почвенной мерзлоты. При этом на отвалах Учалинского горно-обогатительного комбината отклонений в развитии проводящей системы корней не отмечается.

Значительных изменений в анатомической организации хвои у лиственницы при произрастании в различных экстремальных лесорастительных условиях не обнаружено. Доля мезофилла в общих размерах хвои колеблется в пределах 80-87% и снижается к концу вегетации у растений техногенных экотопов. Для проводящей корневой системы установлено,

что защитные слои развиты в наибольшей степени, а проводящая система в наименьшей у лиственниц, произрастающих на территории Стерлитамакского промышленного центра, где выражено комплексное загрязнение окружающей среды. Для отвалов Кумертауского буроугольного разреза и на Уфимском плато характерно развитие проводящей системы корней при незначительном развитии защитных слоев.

Видоспецифические реакции, выражающиеся в анатомической организации ассимиляционных органов и проводящих корней, проявляются в следующем: у березы в увеличении толщины мезофилла; у тополя в постепенном увеличении покровных тканей; у сосны – в утолщении тканей хвои первого, второго и третьего года; у лиственницы в увеличении покровных тканей проводящих корней и в постепенном уменьшении доли древесины. При этом в качестве общих закономерностей необходимо отметить наличие дополнительных защитных слоев на поверхности ассимиляционных органов в виде воскового налета и разрыхление мезофилла.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абдрахманов Р.Ф. Техногенез в подземной гидросфере Предуралья. - Уфа: УНЦ РАН, 1993. - 208 с. – **Алексеев В.А.** Некоторые вопросы диагностики и классификации поврежденных загрязнением лесных экосистем // Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение. - Л.: Наука, 1990. - С.38-54. – **Агроклиматические ресурсы Башкирской АССР.** – Л.: Гидрометеиздат, 1976. – 236 с.

Барыкина Р.П., Кострикова Л.Н., Кочемарова И.П., Лотова И.Л., Гранковский Д.А., Чистякова О.Н. Практикум по анатомии растений. - М.: Росвузиздат, 1963. - 184 с. – **Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В.** Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. - М.: Изд-во МГУ, 2004. - 312 с. – **Баталов А.А., Мартъянов Н.А., Кулагин А.Ю., Горюхин О.Б.** Лесовосстановление на промышленных отвалах Предуралья и Южного Урала. - Уфа: БНЦ УрО РАН, 1989. - 140 с.

Вахрушев Г.В. Опыт геохимического районирования почвообразующих пород Западной Башкирии // Материалы по изучению почв Урала и Поволжья / ИБ БФАН СССР. Уфа, 1960. - С.53-60. – **Вернадский В.И.** Биосфера, очерки первый и второй. Л.: Научно-техн. изд-во, 1926. - 146 с.

Гамалей Ю.В. Транспортная система сосудистых растений. - СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2004. - 424 с.

Егоров Ю.Е. Механизмы дивергенции. М., 1968. - 15 с.

Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. - М.: Наука, 1990. - 296 с.

Ишмурзина Л.У., Смирнова Е.С., Абзалов Р.М. Уфимское таёжное и Юрюзано-Айское лесостепное плато // Проблемы природного районирования /БГУ. – Уфа, 1977. – С. 62–80.

Кадильникова Е.И. Физико-географическое районирование Башкирской АССР// География Башкирии за 50 лет. Учёные записки БГУ. Вып. XX. Сер. геогр. №2). - Уфа, 1967. - С.122–135. - **Кулагин Ю.З.** О многолетней почвенной мерзлоте в Башкирском Предуралье // Экология. 1976. №2. - С. 24-29. – **Кулагин Ю.З.** Экологические аспекты пород-лесообразователей в районе Уфимского плато // Лесоведение. 1978. №5. - С. 11-14.

Лыкошин А.Г. Многолетняя мерзлота в долине р. Уфы // Природа. - 1952. - № 1. - С. 115.

Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. - М.: Колос, 1974. - 288 с.

Сукачев Н.В. Программа и методика биогеоценологических исследований. - М.: Наука, 1966. - 333 с.

Туркевич Н.Г. Реконструкция микроскопических объектов по гистологическим срезам. - М.: Изд-во Медицина. - 1967. - 175 с.

Ферсман А.Е. Избранные труды. Т.IV.- М.: Изд-во АН АССР, 1958. - 588 с. – **Физико-географическое** районирование Башкирской АССР (Репринтное издание). - Уфа, 2005. - 212 с.

Экономическая энциклопедия регионов России Республики Башкортостан / Гл. ред. Ф.И. Шамхалов. - М.: ЗАО Издательство «Экономика», 2004. - 639 с.

Поступила в редакцию
11 февраля 2007 г.