

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ РАСТЕНИЙ ПОДРОСТА *PICEA OBOVATA* LEBED. В ШИРОКОЛИСТВЕННО - ТЁМНОХВОЙНЫХ ЛЕСАХ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2018 Н.Н. Егорова

Уфимский Институт биологии – обособленное структурное подразделение Уфимского федерального исследовательского центра РАН, г. Уфа (Россия)

Поступила 03.06.2018

Определены структурные перестройки ксилотомических преобразований от ювенильного до начала имматурного периода, как процесс приспособления, ведущего к сохранению жизнеспособности растений в условиях высоких широт. Рассмотрены закономерности онто- и филогенетических преобразований элементов проводящей и выделительной тканей, а также особенности формирования ксилоризом у *Picea obovata* Ledeb. Выявлены адаптивные видоспецифические изменения анатомической организации тканей. Особенности ксилоризома проявляются в изменении структуры побегов, длительности нарастания, характере окоренения и являются проявлением механизмов морфологической адаптации к эколого-ценотическим условиям и особенностям субстрата.

Ключевые слова: анатомия, морфология, адаптация, подрост, *Picea obovata* Ledeb., ксилоризом, широколиственно-тёмнохвойные леса, Южный Урал.

Egorova N.N. Peculiarities of the plants of the undergrowth of *Picea obovata* Ledeb. in broadleaved - dark coniferous forests of the Southern Urals. – Structural rearrangements of xylotomical transformations from juvenile to the beginning of the immature period have been determined, as a process of adaptation leading to the preservation of the viability of plants in high latitude conditions. The regularities of onto- and phylogenetic transformations of the elements of the conductive and excretory tissues, as well as the peculiarities of xylorhizomes formation in *Picea obovata* Ledeb, are considered. In addition, the structural and functional organization of the vegetative shoots of renewal was changed in the process of tissue development. Features of xylorhizome are manifested in the change in the shoots structure, the growth duration and the nature of rooting and were the manifestation of the mechanisms of morphological adaptation to the ecologo-cenotic conditions and features of the substrate.

Key words: xylorhizome, anatomy, morphology, adaptation, adolescence, *Picea obovata* Ledeb., Southern Ural.

Ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) является одним из основных лесообразующих видов широколиственно-тёмнохвойных лесов Южного Урала, однако онтогенез ели сибирской мало изучен (Правдин, 1975; Бобров, 1978; Романовский, 2001; Давыдычев, Кулагин, 2010; Ухваткина и др., 2010; Ставрова и др., 2017).

Важным этапом естественного возобновления является этап формирования подроста. При успешном поселении у подроста ели на начальных этапах индивидуального развития происходит образование ксилоризома. Ксилоризом – многолетнее одревесневшее корневище, формирующееся за счёт погребения

базальной части стволика древесного растения (Дервиз-Соколова, 1966; Чистякова, 1979; Давыдычев, Кулагин, 2010). Медленный рост подроста ели на начальных этапах индивидуального развития неоднократно отмечался рядом исследователей (Зубарева, 1970; Мартьянов, 1978).

В этой связи целью данного исследования явилось выяснить анатомические особенности формирования ксилоризом растений *P. obovata* категории подроста в местах естественного обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования были проведены в провинции широколиственно-тёмнохвойных лесов на территории западной части Южно-Уральского государственного природного заповедника

Егорова Наталья Николаевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник, natalja.eg2010@yandex.ru

(ЮУГПЗ). Провинция широколиственно-тёмных лесов Южного Урала в системе географических координат расположена в пространстве между 54°00' – 55°20' с.ш. и 57°15' – 58°15' в.д. Территория характеризуется резко континентальным климатом и относительно влажным. За период активной вегетации выпадает около 300 мм. В течение года осадки отмечаются 165-175 дней. Среднемесячная температура сентября составляет 9,1°C. Зима холодная, продолжительная, лето теплое, иногда жаркое. Безморозный период составляет 80-120 дней, местами сокращаясь до 60 дней. Гидротермический коэффициент Селянинова равен 1,6 (Балков, 1978; Жданова и Лапикова, 1998). Почвы – серые горно-лесные суглинистые, периодически влажные, маломощные. Некоторые общие сведения о широколиственно-тёмнохвойных лесах Южного Урала приводятся в работах И.М. Крашеникова и др. (1941), Л.А. Соколовой (1951), П.Л. Горчаковского (1972), Ю.П. Горичева и др. (2012). Основные лесообразователи данной территории – ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.) и пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) в различных пропорциях формирующие смешанные широколиственно-темнохвойные леса. Однако, вследствие проведения крупномасштабных рубок (до момента установления заповедного режима) на значительных площадях коренные широколиственно-темнохвойные леса сменились на производные березняки и осинники (более 50% лесопокрытой площади).

Изучение ксилоризом проводилось в 2016-17 гг. в лаборатории лесоведения Уфимского института биологии РАН. Объект исследования – подземные органы ювенильных и имматурных растений подроста *P. obovata*, собранные в фазе конца вегетации (сентябрь) из условно-коренного типа насаждения – пихто-ельника с сосной кислично-разнотравного. Возраст растений составил 25 лет.

Отбор проб и обработка материала соответствовала общепринятым подходам в изучении особенностей роста ели на начальных этапах онтогенеза, проводилась в контрастных лесорастительных условиях с учётом методических рекомендаций М.В. Придня (1967). При определении биологического возраста (стадии онтогенеза) ели сибирской за основу была принята классификация предложенным для ели сибирской и опробированной А.М. Бойченко (1969). Анатомическое исследование растений проведено согласно методическим указаниям М.Н. Прозиной (1960). Образцы подроста в

лабораторных условиях разделялись по годичным приростам, начиная с гипокотилия. Образцы живых растений фиксировали в смеси глицерин:вода:этанол (1:1:1). На санном микротоме изготавливались поперечные срезы, из которых, по общепринятой методике, готовили постоянные препараты (Паушева, 1974). Анатомический анализ произведён с использованием микроскопа МБС-9 при увеличении $\times 25$, фотографирование на Jechrival 2 «Carl Zeiss». При описании анатомического строения использовалась терминология, предложенная А.А. Яценко-Хмелевским (1954), К. Эзау (1980а, б).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования по анатомическому строению подземных органов *P. obovata* выполнены впервые. Для *P. obovata*, произрастающей в природных условиях Южно-Уральского заповедника, отмечен сходный тип общего строения корня. В узлах на границе годичных приростов скелетной оси образуются нитевидные придаточные корни. Отличия наблюдаются в количестве механических элементов, таких как колленхима и склеренхима и в форме проводящих пучков.

Корневище *P. obovata* одревесневшее (ксилоризом) длинное, тонкое, ветвистое. Наблюдается изгиб гипокотилия и погребение его лесным опадом или зеленомошным покровом. В первые 5-10 лет жизни у растений базальная часть стволика постепенно оказывается под землёй. На погребённой части стволика начинают образовываться придаточные корни (см. рисунок).

Исследование ксилоризом *P. obovata* имели следующие характерные особенности. *P. obovata* имеет резко выраженную поверхностную корневую систему (см. рис.1). В самом верхнем слое почвы, глубиной 5-7 см, корни, густо переплетались во всех направлениях, прочно скрепляются с почвой и органическими остатками. Вертикальная система корней у ели развита слабо; её корни наиболее сильно развиваются в верхнем, рыхлом слое почвы, в условиях хорошей аэрации. Мелкие корешки *P. obovata* – короткие, без волосков, тёмно-коричневого цвета, причём тонкие корни всегда темнее толстых. Поверхность еловых корней покрыта тонкой - пластинчатой чешуёй, которая легко шелушится.

Приведём характеристику основных анатомических показателей изученных поперечных срезов ксилоризом *Picea obovata*.



Рис. Общий вид ксило-ризомы *Picea obovata* Ledeb. (Фото Н.Н. Егоровой)

1 год жизни (гипокотиль). Прослеживаются неясно выраженные годичные слои, располагаются неравномерно. 10 годичных приростов, 3 из них множественные. Неясно выражена сердцевина и поздняя древесина. Смоляных ходов нет. Перидерма слущивается.

2 год жизни (эпикотиль). Срез имеет форму круга. Центр обособленный, смещён. Сердцевина имеет округлую форму. Наблюдается 10 эксцентрических годичных приростов. На периферии чётко просматривается многослойная тёмно-бурая перидерма (пробка), снаружи от луба крупный слой феллодермы. Смоляных ходов нет.

3 год жизни. Срез имеет округлую форму. Центр смещён. Сердцевина округлой формы. Структурно срез гомогенный, прослеживается 10 годичных прироста, четыре ложных или множественных. На периферии среза при малом увеличении легко различима многослойная тёмно-бурая пробка. Под ней расположена зона клеток феллодермы. В первичной древесине смоляных ходов 6, мелкие.

4 год жизни. Срез округлой формы. Центр имеет правильную округлую форму, смещён. Структурно срез гомогенный, прослеживается 13 годичных прироста, 6 из них множественных. На периферии среза при малом увеличении легко различима многослойная тёмно-бурая пробка, узкий слой феллогена приблизительно равная одному годовому приросту и слой феллодермы. В первичной древесине 3 смоляных хода.

5 год жизни. Срез имеет форму круга. Центр смещён. Отсутствует типичная сердцевина. 12 годичных прироста, 4 множественных. Средние годичные слои

сливаются. Поверхность среза покрыта слоем перидермы. Пробку подстилает узкий слой феллогена и крупный слой мелкозернистой, мелкоклеточной феллодермы. Перидерма слущивается. В первичной древесине 3 смоляных хода.

6 год жизни. Срез имеет округлую форму. Отсутствует типичная сердцевина. 11 годичных прироста и 5 ложных. Верхние слои годичные сливаются. В первичной древесине 3 смоляных хода. Снаружи корень покрыт бурой, отслаивающейся перидермой.

7 год жизни. Срез похож на ствол. Имеет вид слегка вытянутого овала, сердцевина отдалена от центра. 17 годичных прироста, 9 ложных. Протягиваются 5 светлых расширяющиеся к периферии сердцевинных луча. Первичные сердцевинные лучи упираются своим внутренним концом в сердцевину. Снаружи стебель покрыт перидермой. Во вторичной древесине наблюдается 5 вертикальных смоляных ходов и 2 в первичной древесине.

8 год жизни. Сердцевина смещена, чётко выражена. 15 годичных прироста, 10 множественных. Во вторичной древесине наблюдается 10 вертикальных смоляных ходов и 5 в первичной древесине, очень мелкие и 1 крупный вертикальный схизогенный смоляной канал в первичной древесине.

9 год жизни. Сердцевина смещена, выражена чётко. 9 годичных прироста и 7 множественных. Во вторичной древесине наблюдается 12 очень мелких смоляных ходов и 1 вертикальный схизогенный смоляной канал в первичной древесине.

10 год жизни. Сердцевина смещена, чётко выражена. Вторичная древесина имеет отчётливо выраженные, часто эксцентричные кольца прироста - 11 и 4 множественных. Смоляные ходы очень мелкие - 7, во вторичной древесине.

11 год жизни. Срез имеет овальную форму. Сердцевина слегка смещена. 12 эксцентричных годичных приростов, 1 множественный. Внешние слои имеют светлую окраску.

12 год жизни. Сердцевина по центру. Годичный слой располагающие ближе к центру имеют правильную форму, остальные приобретают эксцентричную форму. 12 годичных приростов, и 1 множественный. Чётко выражен крупный слой мелкозернистой, многоклеточной феллодермы. Перидерма слущивается. Смоляных ходов 14, во вторичной древесине. Чётко выражены вторичные лубо-древесинные лучи.

13 год жизни (стволик). Сердцевина слегка

смещена. Чётко выражены вторичные лубо-древесинные лучи. Годичные приросты располагающие ближе к центру очень широкие и округлые, далее очень узкие и овальные. 9 годичных приростов, и 1 множественный. Наблюдаются толстые, мощные внешние слои (первичная кора). Частично сохранилась перидерма.

Корень вторичного строения внешне становится похожим на стебель. Древесина *P. obovata* в анатомическом отношении характеризуется по сравнению со стеблем, в корне флоэма развита сильнее, лубо-древесинные лучи шире и гомогенные, границы колец прироста в древесине выражены менее чётко, сосуды и трахеиды в поперечном сечении крупнее, механических элементов относительно мало.

Особенности ксилоризма проявляются в изменении структуры побегов, длительности нарастания, характере окоренения и являются проявлением механизмов морфологической адаптации к эколого-ценотическим условиям и особенностям субстрата.

Кроме того, нестабильным признаком является толщина корки, т.е. третичной покровной ткани, так как по мере роста происходит постепенное сдувание с корня. В результате, данный признак в большей степени зависит от климатических условий года и структуры почвы, чем от возраста растения.

Ель отличается самым разнообразным среди хвойных набором признаков строения древесины и относительно большими пределами колебаний их в онтогенезе. Наблюдаются часто высокие темпы смены одних признаков другими, в результате чего некоторые стадии онтогенеза той или иной структуры могут выпадать, и сам онтогенез значительно укорачивается. С другой стороны, нередко прослеживаются все последовательные изменения признаков, например, у многих образцов хорошо заметна тенденция к обеднению порами средней части трахеид с концентрацией их на концах. Замыкающаяся плёнка окаймленных пор уже на ранних стадиях онтогенеза вторичной ксилемы дифференцируется на торус и маргинальную зону. Торус приобретает своеобразные выросты и бахромчатость. Для ели характерно наличие наряду с простыми сложными лучей, показывающих большое разнообразие форм. Во многих случаях хорошо прослеживается переход от простых паренхимных лучей, преобладающих в первых годичных слоях древесины, к сложным, причём часто можно наблюдать в онтогенезе все последовательные

стадии такого перехода: простые паренхимные лучи, сложные полуобрамлённые и сложные смешанные; наряду со смешанными иногда присутствуют простые трахеальные лучи. Частично 2-рядные лучи встречаются довольно редко; наблюдается тенденция к увеличению их количества и размеров 2-рядной части с возрастом древесины.

Отчётливая тенденция наблюдается к увеличению размеров пор с возрастом древесины, причём этот процесс осуществляется, по видимому, 2 путями: постепенным увеличением размеров самих пор и слиянием нескольких пор в одну более крупную.

Ветрикальные смоляные ходы появляются с 1-2-го года годичных колец, иногда их можно отметить лишь на 5-6 год жизни растения; размеры их и количество с возрастом несколько увеличиваются. Эпителий выстилающий смоляные каналы в молодой древесине, отличается большей толщиной стенок, чем в смоляных ходах зрелой древесины. Количество эпителиальных клеток с возрастом древесины увеличивается. Горизонтальные смоляные ходы появляются позже вертикальных; число эпителиальных клеток, выстилающих эти ходы, с годами также несколько увеличиваются. Намечается тенденция к увеличению с возрастом древесины рядности средней части ветереновидных лучей, содержащих смоляной ход. В некоторых ветереновидных лучах зрелой древесины иногда наблюдалось присутствие одновременно 2 или 3 горизонтальных ходов, что ни разу не отмечалось в молодой древесине.

Интересным, но трудно прослеживаемым признаком строения паренхимной ткани является ширина сердцевинных лучей. У Ели наряду с узкими линейными лучами постоянно встречаются многорядные ветереновидные лучи с 2-, 3- и 4-рядной средней частью, содержащий обычно горизонтальный смоляной ход.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ особенностей возобновления *P. obovata* и экологических условий широколиственно-тёмнохвойных лесов свидетельствует о наличии условий, благоприятных для успешного возобновления, произрастания и формирования высокопроизводительных сообществ *P. obovata*.

Адаптация растений *P. obovata* к разным условиям произрастания происходит как на уровне органа (побега), так и организма в целом. В процессе адаптации изменяется структурно-функциональная организация вегетативных побегов возобновления. Особенности

структурной организации коры стебля и корня обусловлены спецификой среды обитания и функционального состояния органов. До момента образования ствола различия более существенны (гипокопиль - стволик) – это касается гистологии (на основании анатомических срезов), степени развития тканей и характера возрастных изменений. Специализация анатомических структур ксилоризом *Picea obovata* происходит параллельно, поэтому в каждом приросте имеются признаки разной степени эволюционной продвинутой (гетеробатмия или гетерохрония признаков).

В целом отмечается феномен морфологической конвергенции разных растений и происходит процесс формирования популяций *P. obovata* на Южном Урале.

Сопоставление материалов исследований и ранее полученных результатов позволяет заключить, что преобразования в ксилоризоме, происходящие в процессе филогенеза относятся к типу идиоадаптаций и специализаций (частный прогресс). Это пример приспособительной эволюции, направленный на усиление защитных и проводящих функций (изменение формы от круглой до эллипсовидной, развитие смолоносной системы и т.д.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балков В.А.** Водные ресурсы Башкирии. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1978. 176 с.
- Бобров Е.Г.** Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.
- Бойченко А.М.** О методических особенностях определения возраста у подростка хвойных, растущих в Северной тайге // Лесной журн. Изв. ВУЗов. 1969. № 6. С. 151-152.
- Горичев Ю.П., Давыдычев А.Н., Алибаев Ф.Х., Кулагин А.Ю.** Широколиственно-тёмнохвойные леса Южного Урала. Пространственная дифференциация, фитоценотические особенности, естественное возобновление. Уфа: Гилем, 2012. 176 с.
- Горчаковский П.Л.** Широколиственные леса и их место в растительном покрове Южного Урала. М.: Наука, 1972. 146 с.
- Давыдычев А.Н., Кулагин А.Ю.** Характеристика предгенеративного периода онтогенеза ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) в подзоне широколиственно-хвойных лесов // Бюллетень МОИП. Отд.биол. 2010. Т. 115. № 2. С. 59-66.
- Дервиз-Соколова Т.Г.** Анатомо-морфологическое строение *Salix polaris* Wahlb. и *S. phlebophylla* Anderss. // Бюллетень МОИП. 1966. №2. С. 28-39.
- Жданова Н.В., Лапиков В.В.** Климатическая характеристика лесорастительных районов Башкортостана // Биоценологическая характеристика хвойных лесов и мониторинг лесных экосистем Башкортостана. Уфа: Гилем, 1998. С.60-69.
- Зубарева Р.С.** Особенности роста молодых поколений ели и пихты в широколиственно-тёмнохвойных лесах Среднего Урала // Динамика и строение лесов на Урале. Свердловск: Изд-во АН СССР, 1970. С. 135-150.
- Крашениников И.М., Кучеровская-Рожанец С.Е.** Ботанико-географические районы Башкирского Урала // Природные ресурсы Башкирской АССР. Т.1. М.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 95-112.
- Мартьянов Н.А.** Анализ высотно-возрастной структуры подростка хвойных в различных типах леса // Экология хвойных / БФАН СССР. Уфа, 1978. С. 63-85.
- Паушева З.П.** Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1974. 288 с.
- Правдин Л.Ф.** Ель европейская и ель сибирская в СССР. М., 1975. 177 с.
- Придня М.В.** Опыт определения возраста у подростка ели сибирской по сердцевинным узлам // Лесоведение. 1967. № 5. С. 72-77.
- Прозина М.Н.** Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с.
- Романовский А.М.** Онтогенез ели европейской // Ботан. журнал. 2001. Т. 11. №. 2. С.200-211.
- Романовский А.М.** Поливариантность онтогенеза *Picea obovata* (Pinaceae) Брянском полесье // Ботан. журнал. 2001. Т. 86., № 8. С.72-85.
- Соколова Л.А.** Основные черты растительности западного склона (северной части) Южного Урала // Труды Ботан. Ин-та им. В.Л.Комарова АН СССР. Серия 3. Вып. 7. Л., 1951. С. 134-180.
- Ставрова Н.И., Горшков В.В., Мишко А.Е.** Онтогенез ели сибирской *Picea obovata* (Pinaceae) в малонарушенных северотаёжных кустарничково-зеленомошных сосново-еловых лесах.
- Ухваткина О.Н., Комарова Т.А., Трофимова А.Д.** Особенности онтогенеза *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Capt. В условиях среднегорного пояса Южного Сихотэ-Алиня. Вестн. МГУЛ 2010. Т. 3 С. 169-173.
- Чистякова А.А.** Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Лесоведение. 1979. № 4. С. 164-187.
- Эзау К.** Анатомия растений. М.: Мир, 1980а. Т. 1. 580 с.
- Эзау К.** Анатомия растений. М.: Мир, 1980б. Т. 2. 350 с.
- Яценко-Хмелевский А.А.** Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., 1954. 337 С. 20.