

УДК 630*232:630*174.753:630*168

ВЛИЯНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ХВОИ

Галдина Т.Е., Хазова Е.П.

ФГБОУ ВО «Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова»,
Воронеж, e-mail: invitro11@bk

Сравнительно-анатомические исследования, проведенные в географических культурах и естественных борах сосны обыкновенной с целью изучения анатомии хвои и выявления анатомической изменчивости, помогли получить данные об особенностях формирования органов вегетативного побега, об изменчивости и стойкости структурных признаков, путях приспособительной эволюции. Результаты работы показали, что строение ассимиляционной ткани, темпы роста и развития пластинки листа отражают влияние прошлых и современных условий существования. На момент исследований отмечено, что хвоя сосны обыкновенной, произрастающая в разных лесорастительных зонах (зона широколиственных лесов, южная лесостепь, сухая степь), характеризуется разными структурно-анатомическими показателями и признаками. В широколиственных лесах хвоя более длинная и широкая, более жесткая и упругая, плотная на ощупь, в зоне сухой степи – тоньше, короче и уже. Изучение анатомической структуры хвои показало, что толщина ассимиляционных и проводящих тканей в сухой степи меньше по сравнению с зоной широколиственных лесов. Такие показатели, как толщина складчатого мезофилла, диаметр проводящих пучков, диаметр смоляных ходов, имеют самые крупные значения в зоне широколиственных лесов. В сухой степи данные параметры постепенно уменьшаются. Количество смоляных ходов также становится меньше в неблагоприятных условиях. Но самый важный аспект – увеличение толщины покровных тканей листа в аридных условиях. Исследование географических культур сосны обыкновенной происхождений из зоны широколиственных лесов, южной лесостепи и сухой степи позволило отметить, что морфолого-анатомическая структура хвои перестраиваются и становятся схожа с местными экотипами, то есть происходит структурная адаптация ассимиляционного аппарата к новым условиям произрастания.

Ключевые слова: хвоя, морфолого-анатомическое строение, эпидерма, гиподерма, складчатый мезофил, адаптация

INFLUENCE OF GENETIC AND ENVIRONMENTAL FACTORS ON ANATOMIC AND MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF NEEDLE

Galdina T.E., Khazova E.P.

Voronezh State University of Forestry and Technologies named after G.F. Morozov,
Voronezh, e-mail: invitro11@bk

Comparative anatomical studies conducted in pine provenance trial plantation and natural pine forests, to study the anatomy of needles and identify anatomical variability, helped to obtain data on the peculiarities of vegetative shoot organs formation, on the variability and persistence of structural features, ways of adaptive evolution. The results of the work have showed that the structure of assimilation tissue, growth rate and development of the leaf plate reflect the influence of past and modern conditions of existence. At the time of the research, it was noted that pine needles, growing in different forest vegetation zones (zone of deciduous forests, southern forest-steppe, and dry steppe) are characterized by different structural and anatomical indicators and signs. The needle is longer and wider, more rigid and resilient, dense by feel in deciduous forests, and it is thinner, shorter and narrower in the dry steppe zone. The study of the anatomical structure of needle has showed that the thickness of assimilation and conductive tissues in the dry steppe is less compared to the zone of deciduous forests. Indicators such as thickness of folded mesophyll, diameter of conducting bundle, the diameter of resin channels have the largest values in the zone of deciduous forests. These parameters gradually decrease in dry steppe. The number of resin channels also becomes less under adverse conditions. But the most important aspect is an increase in the thickness of the surface tissues of the leaf in arid conditions. Studies of the geographical cultures of Scots pine from the zone of deciduous forests, southern forest-steppe and dry steppe, have noted that morphological and anatomical structure of needle is rearranged and it becomes similar to the local ecotypes, that is, there is a structural adaptation of the assimilation apparatus to the new growing conditions.

Keywords: needle, morphological and anatomical structure, epidermis, hypodermis, folded mesophyll, adaptation

Pinus sylvestris L. – очень пластичный вид, имеющий широкую экологическую амплитуду почвенно-климатических условий произрастания. Сосна обыкновенная широко распространена в Сибири и Европе. На севере сосновые леса доходят до Лапландии, а на юге встречаются в Китае и Монголии. Широко этот вид распространен в Евразии, сосна обыкновенная встречается в Испании

и Великобритании, на востоке ареал достигает р. Ардан и р. Амур в Сибири. Сосна обыкновенная образует популяции на песчаных, супесчаных, а также торфяных почвах, редко, но встречается на глинистых [1–2].

Изучая ареал сосны обыкновенной, следует отметить высокую степень приспособляемости данного вида. Объяснить такую физиологическую особенность возможно,

более подробно изучая анатомо-морфологическую структуру хвои, её особенности на уровне клеточного строения. Полагаясь на результаты многолетних исследований разных авторов, следует отметить, что хвоя сосны обыкновенной характеризуется высокой степенью чувствительности, благодаря которой с легкостью перестраивается структура клеток хвои каждого уровня, изменяются показатели и признаки в зависимости от условий местопроизрастания и других физиологических особенностей вида. Отмечено, что анатомо-морфологические особенности строения хвои определяют в целом продуктивность и устойчивость древостоев, продолжительность и интенсивность роста всех органов растения. Такая физиологическая закономерность очень чувствительно проявляется при произрастании сосны обыкновенной в географических культурах. Авторы, изучающие географические культуры, отмечали, что размеры хвои (ширина, длина) являются константными признаками, при переброске экотипов из естественных боров в новые условия, сохраняют индивидуальную приспособленность, обусловленную эволюционной адаптацией. Так северные экотипы характеризуются наибольшими размерами хвои, экотипы их южных широт – наименьшими размерами хвои [3–5].

Цель исследования: изучить анатомо-морфологические особенности структуры хвои *Pinus sylvestris* L., произрастающей в различных условиях местопроизрастания, а также в одинаковых условиях, но разного происхождения, с целью установления влияния генетических и экологических факторов на адаптационные способности вида.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования явилась сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), произрастающая в Брянской области (Карачевский л-з), Воронежской (Хреновское л-во),

Волгоградской (Арчединский л-з) и географических культурах в Воронежском лесхозе (Брянское происхождение, Воронежское, Волгоградское) возраст 45–60 лет. Условия произрастания объектов исследования характеризуются различными природно-климатическими показателями (табл. 1).

Материал для исследования был собран в летний период 2008 и 2014 гг. Закладывали пробные площади (естественное произрастание) размером 0,25 га, на которых отбирались модельные деревья по 10 экземпляров. С каждого модельного дерева брали хвою второго года в количестве по 350 шт. Хвоинки разрезали и среднюю часть поперечного разреза помещали в глицерин. Для изучения влияния генетических и экологических факторов на анатомо-морфологическую структуру хвои измеряли следующие показатели: длину, ширину, толщину хвои, размеры эпидермы, гиподермы, складчатого мезофилла, количество смоляных ходов, диаметры клеток. Исследования клеточного строения различных уровней хвои проводили микроскопом «Биолам» при увеличении 20×8. Все полученные измерения обрабатывались с помощью программы «Stadia».

Результаты исследования и их обсуждение

Особенности строения покровных тканей хвои, структура и размеры мезофилла, смоляных каналов являются одними из важных признаков адаптивной способности, характеризующих степень приспособленности, устойчивости и роста к новым условиям местопроизрастания.

В табл. 2 представлены показатели и размеры анатомической структуры хвои сосны обыкновенной, произрастающей в разных лесорастительных условиях, а также в одних условиях, но разного географического происхождения.

Таблица 1

Характеристика природно-климатических условий произрастания объектов исследований

№ п/п	Наименования показателя	Брянская обл. (Карачевский л-з)	Воронежская обл. (Хреновское л-во)	Волгоградская обл. (Арчединский л-з)
1	Природно-климатическая зона	Зона широколиственных лесов	Зона южной лесостепи	Зона сухой степи
2	Среднегодовая температура, °С	+4,5	+6,9	+6,9
3	Количество осадков в год, мм	750	486	200
4	Гидротермический коэффициент (ГТК)	1,6 (избыточное увлажнение)	0,9 (недостаточное увлажнение)	0,5 (слабое)
5	Вегетационный период, дней	185	200	206

Таблица 2

Показатели морфолого-анатомической структуры хвои *Pinus sylvestris* L. в различных условиях произрастания, мкм

Размеры тканей листа	Естественный бор (2008 г.)			Географические культуры (южная лесостепь) (2014 г.)		
	Брянская обл. (Карачевский л-з)	Воронежская обл. (Хреновское л-во) А2	Волгоградская обл. (Арчединский л-з) А1	Брянское происхождение (Карачевский л-з)	Воронежское происхождение (Хреновское л-во)	Волгоградское происхождение (Арчединский л-з)
1	2	3	4	5	6	7
Толщина хвои V%	647,8 ± 6,5 6,0	537,7 ± 5,6 6,2	520,0 ± 8,7 10,1	526,5 ± 5,6 7,2	421,5 ± 5,6 5,9	432,5 ± 5,6 7,1
Ширина хвои V%	1380,0 ± 10,6 4,6	1173,0 ± 15,75 8,1	1112,0 ± 16,6 8,9	1285,0 ± 15,6 8,1	1210,0 ± 9,2 5,6	1175,0 ± 8,6 7,6
Толщина эпидермы V%	18,6 ± 0,34 11,1	19,1 ± 0,33 10,3	21,6 ± 0,37 10,2	16,3 ± 0,28 12,1	17,6 ± 0,18 10,1	18,1 ± 0,41 11,8
Толщина гиподермы V%	7,7 ± 0,37 28,7	7,8 ± 0,36 27,7	8,6 ± 0,27 18,8	7,1 ± 0,31 21,7	7,3 ± 0,25 18,7	7,8 ± 0,35 22,7
Толщина складчатого мезофилла V%	169,4 ± 3,74 13,2	152,2 ± 3,14 12,4	144,7 ± 1,52 6,3	160,4 ± 4,1 8,2	155,4 ± 3,2 9,5	151,1 ± 3,74 11,8
Диаметр проводящих пучков V%	117,5 ± 3,07 15,7	129,7 ± 3,37 15,6	142,5 ± 4,13 17,4	102,5 ± 3,1 16,6	118,8 ± 2,3 12,7	116,8 ± 5,3 19,2
Количество смоляных ходов V%	12,4 ± 0,38 18,2	9,6 ± 0,23 14,4	8,6 ± 0,26 18,4	10,2 ± 0,22 15,5	7,2 ± 0,13 9,4	8,8 ± 0,25 12,4
Диаметр смоляных ходов V%	108,1 ± 2,35 13,1	105,6 ± 1,41 8,0	90,8 ± 2,23 14,7	98,1 ± 2,4 9,1	96,5 ± 3,2 10,1	85,1 ± 2,8 15,2

Примечание. $t_{st} = \{2,0 - 2,6 - 3,4\}$.

Из табл. 2 видно, что анатомо-морфологическое строение хвои сосны обыкновенной, произрастающая в Брянской области (зона широколиственных лесов) характеризуется высокими показателями в сравнении с воронежскими и волгоградскими представителями. Можно с твердостью утверждать, что достаточное увлажнение и относительно теплый климат способствуют развитию хвои более крупных размеров: толщина и ширина в зоне широколиственных лесов Брянской области превышает на 20% от более южных представителей (табл. 2).

Толщина эпидермы, выполняющая важную защитную функцию, в зоне широколиственных лесов на 11% меньше в сравнении с южными экземплярами.

Таким образом, можно с уверенностью утверждать, что повышенная влажность и длинный относительно (185 дней) вегетационный период способствуют развитию более крупной хвои.

Благоприятные условия произрастания сказываются и на особенностях формирования смоляных каналов. Смоляные каналы в хвое из Брянской области округлой формы, расположены равномерно по всему периметру в мезофильной части хвои, одной стороной прикасаясь к гиподерме (рис. 1).

Количество смоляных каналов в хвое в Брянской области на 30–45% формируется больше, чем в Воронежской и Волгоградской областях. Средний диаметр смоляных ходов относительно Воронежского экземпляра различий практически не имеет. Что касается сухой степи, то видно, что диаметр смоляных ходов Волгоградской области на 19% меньше, чем более северные представители.

Смоляные каналы в хвое из Воронежской области представлены не крупной формы (табл. 2), расположенные близко к гиподерме (рис. 2). Количество смоляных каналов в условиях южной лесостепи колеблется от 6 до 12 штук.

Смоляные каналы в хвое из Волгоградской области не крупные, имеют овальную форму, немного приплюснуты со стороны покровных тканей, расположенные очень близко к гиподерме (рис. 3). Количество смоляных каналов в условиях сухой степи колеблется от 6 до 12 штук, часто встречается 8 и 10 штук.

Таким образом, размеры и анатомо-морфологическая структура хвои существенно изменяется в зависимости от природно-

климатических условий произрастания, т.е. прослеживается сильное влияние экологических факторов. При интродукции сосны обыкновенной из благоприятных условий в экстремальные (сухую степь, ГТК 0,6), происходит уменьшение размеров хвои и увеличению размеров тканей, выполняющих защитные функции. Остро реагируют на изменения среды произрастания и размеры ассимиляционных тканей, в более благоприятных условиях она максимальная, при интродукции в сухую степь она уменьшается на 17%.

Совершенно иная картина прослеживается в анатомической структуре хвои сосны обыкновенной, произрастающей в условиях Воронежского лесхоза (А₂), но различного происхождения (Брянский экотип, Воронежский экотип и Волгоградский экотип). Резкое различие в морфолого-анатомической структуре хвои, наблюдаемое в естественных борах различных условий произрастания, сглаживается. Структура хвои по своим признакам и показателям приближается к местным представителям (табл. 2). Однако, анализируя данные таблицы, можно отметить, что на размеры и показатели структуры хвои оказывают влияние и генетические факторы, обусловленные происхождением вида. Наблюдается закономерность уменьшения размеров хвои в той же последовательности, что и в естественных борах. Хвоя Брянского происхождения характеризуется наибольшими размерами. Хвоя Волгоградского происхождения характеризуется наименьшими размерами.

Рис. 1–3 отражают микроструктуру хвои сосны обыкновенной, произрастающей в различных условиях.

Данные, представленные в табл. 3, свидетельствуют о влиянии экологических факторов на размеры клеток покровных тканей, трансфузионной ткани, трахеид проводящих пучков, смоляных каналов.

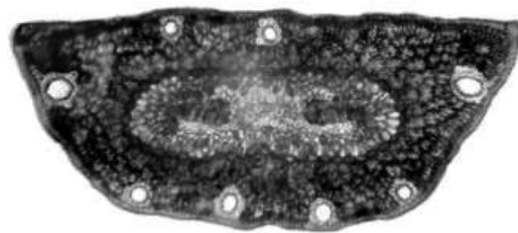


Рис. 1. Поперечный срез хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях широколиственных лесов

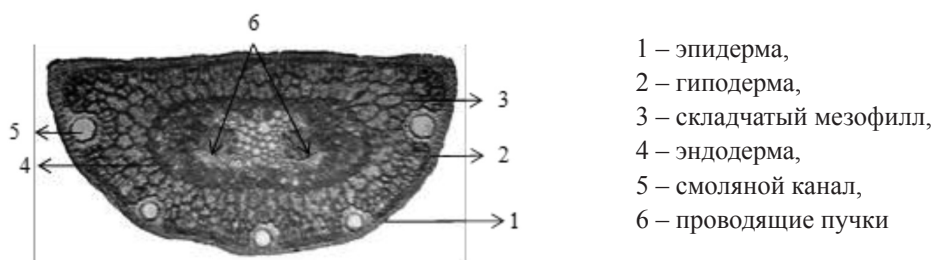


Рис. 2. Поперечный срез хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях южной лесостепи

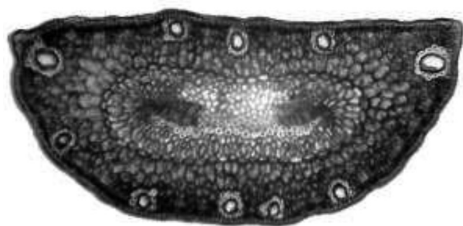


Рис. 3. Поперечный срез хвои *Pinus sylvestris* L. в условиях сухой степи

Так, в более благоприятных условиях произрастания (зона широколиственных лесов) клетки мезофилла более крупные (218,3 мкм). В условиях, где отмечено недостаточное увлажнение (Воронежская область ГТК 0,9, Волгоградская область ГТК 0,6) средний диаметр клеток мезофилла уменьшается незначительно в южной лесостепи (на 3%) и на 57% в сухой степи.

Такая же закономерность – уменьшение размеров клеток тканей ассимиляционного аппарата по мере ухудшения условий произрастания – прослеживается и в покровных тканях, проводящих пучках, волокнах, окружающие смоляные ходы (табл. 3)

При рассмотрении структуры хвои сосны обыкновенной, произрастающей в условиях сухой степи, следует отметить, что смоляные каналы окружены эпителиальными клетками округлой формы, плотно прижатыми друг к другу.

Структура мезофильной ткани, как правило, представлена большой поверхностью клеток, обращенной к межклетникам. В зависимости от условий произрастания структура мезофильной ткани в хвое сосны обыкновенной перестраивается. Так, складчатая ткань мезофилла хвои в ксерофитных условиях более рыхлая и располагается с обеих сторон. При переходе в условия недостаточного увлажнения (сухая степь) наблюдается уменьшение размеров клеток в пределах 35% и формирование мелкоклеточной структуры мезофилла.

Данные диаметра клеток тканей хвои сосны обыкновенной в географических культурах также свидетельствуют об анатомо-структурном перестроении до показателей местных представителей. Однако прослеживается некоторое незначительное различие, обусловленное закономерностью географического происхождения. Из таблицы видно, что та закономерность в диаметре клеток различных тканей, прослеживающаяся между экземплярами из различных условий произрастания, отмечена в географических культурах происхождений из тех же условий местопроизрастания. Такая закономерность свидетельствует о генетическом влиянии на морфолого-анатомическое строение хвои.

Выводы

Полученные результаты исследований позволили сделать следующие выводы: толщина покровных тканей выполняет главную роль при адаптации вида к новым условиям произрастания. Размеры покровных тканей хвои увеличиваются при интродукции сосны обыкновенной в более экстремальные условия среды (зона сухой степи). Существенную роль в адаптации вида к новым условиям произрастания играет и размеры ассимиляционных тканей, которые изменяются в зависимости от условий среды произрастания, в более благоприятных условиях она максимальная (169,4 мкм), при интродукции в сухую степь она уменьшается (144,7 мкм). Отмечено также, что для обеспечения устойчивости и хорошего роста сосны обыкновенной в сухой степи изменяются размеры и других тканей: диаметр проводящих пучков увеличивается при интродукции в сухую степь (Брянская область – 117,5, Воронежская область – 129,7, Волгоградская область – 142,5). Отмечено уменьшение диаметра клеток на всех уровнях при передвижении сосны обыкновенной с запада на восток (в более неблагоприятных условиях формируются мелкоклеточные ткани).

Таблица 3
Диаметры клеток разных тканей хвой *Pinus sylvestris* L., произрастающих в различных условиях, мкм

Показатели тканей хвой	Естественный бор			Географические культуры (гожняя лесостепь)		
	Брянская обл. (Карачевский л-з)	Воронежская обл. (Хреновское л-во) A2	Волгоградская обл. (Арчдинский л-з) A1	Брянское происхождение (Карачевский л-з)	Воронежское происхождение (Хреновское л-во)	Волгоградское происхождение (Арчдинский л-з)
1	2	3	4	5	6	7
Диаметр клеток складчатого мезофилла V%	218,3 ± 5,62 15,4	212,2 ± 5,71 16,1	139,1 ± 2,30 9,9	208,1 ± 5,16 9,8	203,8 ± 5,33 8,6	202,5 ± 6,63 12,4
Диаметр клеток эндодермы V%	33,1 ± 0,37 6,7	29,6 ± 0,65 13,2	28,9 ± 0,61 12,6	29,8 ± 0,47 7,7	29,2 ± 0,55 11,7	28,8 ± 0,47 10,8
Диаметр клеток трансфузионной ткани (живые) V%	27,3 ± 0,73 13,8	26,6 ± 0,41 7,7	25,2 ± 0,54 10,7	27,1 ± 0,66 13,8	26,1 ± 0,56 13,8	25,9 ± 0,61 13,8
Диаметр клеток трансфузионной ткани (мертвые) V%	26,9 ± 0,62 11,5	25,6 ± 0,39 7,6	24,8 ± 0,50 10,1	25,2 ± 0,42 12,5	25,3 ± 0,52 9,1	24,9 ± 0,71 8,5
Диаметр клеток трахеид проводящих пучков V%	8,7 ± 0,23 16,0	7,1 ± 0,25 21,1	8,7 ± 0,36 24,9	8,2 ± 0,33 11,0	8,1 ± 0,36 18,1	8,0 ± 0,27 26,1
Диаметр клеток волокон, окружающих смоляной ход V%	27,7 ± 0,23 5,0	25,8 ± 0,27 6,2	24,3 ± 0,25 6,1	26,1 ± 0,31 4,9	25,7 ± 0,27 6,7	25,7 ± 0,18 3,2

Примечание. $t_{gr} = \{2,0 - 2,6 - 3,4\}$.

Исследования сосны обыкновенной из Брянска, Воронежа, Волгограда, произрастающих в Воронежской области, позволили отметить, что морфолого-анатомическая структура хвои перестраивается и становится схожа с местными экотипами. Однако наблюдаются и несущественные различия, обусловленные происхождением экотипов. В размерах покровных тканей, ассимиляционных тканей, диаметрах клеток разных уровней наблюдается та закономерность различий, что и представителей из естественных боров различных условий произрастания. Такая картина свидетельствует о влиянии генетических факторов на морфолого-анатомическую структуру хвои, отвечающую за адаптационную способность к новым условиям произрастания.

Список литературы / References

1. Милютин Л.И., Новикова Т.Н., Тараканов В.В., Тихонова И.В. Сосна степных и лесостепных боров Сибири. Новосибирск: Гео, 2013. 127 с.

Milyutin L.I., Novikova T.N., Tarakanov V.V., Tikhonova I.V. Pine of steppe and forest-steppe pine forests of Siberia. Novosibirsk: Geo, 2013. 127 p. (in Russian).

2. Войцековская С.А., Юмагулова Э.Р., Сурнина Е.Н., Астафурова Т.П. Исследование физиолого-биохимических показателей хвои сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) болотных и лесных популяций // Вестник Томского го-

сударственного университета. Биология. 2013. № 3 (23). С. 111–119.

Voytsekovskaya S.A., Umagulova E.R., Surnina E.N., Astafurova T.P. Study of physiological and biochemical indicators of pine needles of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) bog and forest populations // Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya. 2013. № 3 (23). P. 111–119 (in Russian).

3. Галдина Т.Е., Романова М.М. Исследование особенности роста географических культур сосны обыкновенной в условиях Центральной лесостепи // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2017. № 127. [Электронный ресурс]. URL: <http://ej.kubagro.ru/2017/03/pdf/60.pdf>. (дата обращения: 02.03.2019). DOI: 10.21515/1990-4665-127-060.

Galdina T.E., Romanova M.M. Studying the Growth Characteristics of Pine Geographical Cultures in the Central Forest-Steppe // Polytematic network electronic scientific journal of the Kuban State Agrarian University. 2017. № 127. [Electronic resource]. URL: <http://ej.kubagro.ru/2017/03/pdf/60.pdf>. (date of access: 02.03.2019) (in Russian).

4. Зверева Г.К. Структурная организация мезофилла хвои у видов рода *Pinus* (*Pinaceae*) // Ботанический журнал. 2014. Т. 99. № 10. С. 1101–1109.

Zvereva G.K. Structural Organization of Mesophyll in the Needles of the Genus *Pinus* (*Pinaceae*) Species // Botanicheskii Zhurnal. 2014. T. 99. № 10. P. 1101–1109 (in Russian).

5. Неверова О.А., Легощина О.М., Зокиров Р.С. Изменение анатомических показателей хвои *Pinus eldarica* Ten., произрастающей в приагистральные посадках г. Худжанда // Современные проблемы науки и образования. 2012. № 4. [Электронный ресурс]. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=6676> (дата обращения: 22.03.2019).

Neverova O.A., Legoshchina O.M., Zokirov R.S. Change anatomical parameters of needles *Pinus eldarica* Ten., growing in main plantations of the city of Khujand // Modern problems of science and education. 2012. № 4. [Electronic resource]. URL: <https://science-education.ru/ru/article/view?id=6676> (date of access: 05.03.2019) (in Russian).