

25. Мchedlishvili Н.Д. Флора и растительность киммерийского века по данным палинологического анализа. – Тбилиси: Изд. АН Груз. ССР, 1963. – 170 с.
26. Соловьев Б.Л. Ледники на берегах Черного моря // Природа. – 1969. – № 1. – С. 116.
27. Туниев Б.С., Тимухин И.Н., Джангиров М.Ю. Об эксклавах средиземноморской флоры в горной северо-западной Колхиде // Сравнительная флористика: Анализ видового разнообразия растений. Проблемы. Перспективы. «Толмачевские чтения»: материалы X Междунар. Школы-семинара / под ред. С.А. Литвинская и О.Г. Барановой. – Краснодар: Кубанский гос. унив. – 2014. – С. 158-161.
28. Чотик В.И. Редкие и исчезающие растения Украины. – Киев: Наукова думка, 1978. – 216 с.
29. Tuniyev B.S. On the Mediterranean influence on the formation of herpetofauna of the Caucasian Isthmus and main xerophylous refugia // Rus. J. Herpetol. – 1995. – Vol. 2, № 2. – P. 95-119.

Статья поступила в редакцию 15.05.2020 г.

Aliev Kh.U., Tuniyev B.S., Timukhin I.N., Taniya I.V. Geobotanical and population characteristics of *Arbutus andrachne* L. in Abkhazia // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2020. – № 135. – P. 24-38.

For the first time for relic phytocenosis with the participation of *Arbutus andrachne* L. in Abkhazia, data are provided for the geobotanical characteristics of communities, structure, number, assessment of condition and spatial placement, generative sphere of individuals of all known cenopopulations, as well as considered possible pathways of prokholesis and modern range of species in Abkhazia, assessing its environmental status.

Keywords: *Arbutus andrachne* L.; Republic of Abkhazia; cenopopulation; structure; assessment of the state; number of individuals; variability of characters; reproductive sphere

УДК 630*231:504

DOI: 10.36305/0513-1634-2020-135-38-49

ВЕРОЯТНЫЕ ПРИЧИНЫ И СЛЕДСТВИЯ ДЕФОРМАЦИИ ПРОВОДЯЩИХ ТКАНЕЙ ПОДРОСТА СОСНЫ КРЫМСКОЙ

Андрей Николаевич Салтыков¹, Анна Игоревна Репецкая²

¹ Академия биоресурсов и природопользования ФГАОУ ВО «КФУ
им. В.И. Вернадского»,

295492, Россия, Республика Крым, г. Симферополь, п. Аграрное, ул. Научная, д.
E-mail: saltykov.andrey.1959@mail.ru

² Таврическая академия ФГАОУ ВО «КФУ им. В.И. Вернадского»,
295007, Россия, Республика Крым, г. Симферополь, просп. Академика Вернадского, 4
E-mail: anna.repetskaya@gmail.com

Одной из характерных черт пространственной структуры ценопопуляций подроста сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don) является неравномерная плотность популяционных полей, которая оказывает достаточно сильное влияние на рост и развитие растений. Как правило, по периферии биогрупп подроста встречаются особи, заметно отстающие в росте. В центре при значительной плотности растений и высоком уровне внутривидовой конкуренции исследователи отмечают обратный эффект. До настоящего времени нет объяснения механизму подобной дифференциации растений, приуроченных к разным, порой диаметрально противоположным экологическим условиям. В связи с чем,

нами выполнено исследование анатомо-морфологической структуры растений, приуроченных к зонам диффузной конкуренции, а также не сомкнувшихся культур сосны крымской с низкими показателями сохранности. Результаты микроскопических исследований позволили установить деформацию проводящих тканей подроста, приуроченного к зонам диффузной конкуренции существующих ценопопуляций. В каждом конкретном случае уровень деформации проводящих тканей будет зависеть от особенностей взаимного влияния ценопопуляций, процесса авторегуляции её структуры в соответствии с ёмкостью экологической ниши.

Ключевые слова: *естественное возобновление; ценопопуляция подроста; трахеиды; аллелопатия; лигнин*

Введение

Результаты исследований процессов естественного возобновления сосны обыкновенной в условиях Русской равнины позволили выявить наличие вполне определённых пространственных и возрастных закономерностей формирования ценопопуляций подроста [3, 14, 17]. Так, например, в границах уплотнённых растительных группировок можно наблюдать заметное увеличение средних показателей растений. В то время как в зонах диффузной конкуренции ценопопуляций, где сведены к минимуму последствия внутривидового взаимодействия, прослеживается снижение их средних биометрических характеристик. Вероятной причиной подобной реакции принято считать негативное влияние растений экологических аналогов [5, 6, 13]. Исследованиями установлено, что в условиях свежих боров и суборей видом, способным к замещению сосны является вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) [5, 6, 14, 17]. Изучение анатомо-морфологической структуры самосева и подроста, приуроченного к зонам диффузной конкуренции, позволило выявить деформацию трахеид растений. Основой для выполнения таких наблюдений послужили широко известные результаты гистометрических и аллелопатических исследований [5, 6, 9, 11, 13, 15, 16, 18, 20].

Схожие особенности пространственно-возрастной структуры подроста были установлены нами в лесостепном предгорном Крыму и для ценопопуляций подроста *Pinus pallasiana* D. Don. Так, например, в процессе исследования нами зафиксированы отставание в росте и развитии растений и вероятность экологического замещения для зон диффузной конкуренции. Сравнительно успешный рост подроста сосны крымской характерен для уплотнённых фрагментов ценопопуляций. До настоящего времени сведений относительно механизмов взаимного влияния ценопопуляций при процессах естественного возобновления сосны крымской не было. Опираясь на ранее полученные результаты, можно предполагать, что ожидаемой причиной отставания в росте является деформация проводящих тканей растений [15, 18]. В этой связи целью работы поставлено изучение анатомо-морфологических особенностей и сравнительная оценка трахеид подроста, а также культур сосны крымской с низкими показателями их сохранности.

В рамках наших исследований используется понятие ценопопуляции подроста сосны, предложенное Ю.А. Злобиным: «При возобновлении на вырубках и гарях ценопопуляция подроста древесной породы соответствует ценопопуляции данного вида в ее полном объеме» [8, с. 72]. Применение указанного понятия является основой исследования пространственно-возрастной структуры ценопопуляций и структурно-функциональных особенностей процесса возобновления в целом.

Методика и объекты исследования

Исследование пространственно-возрастной структуры ценопопуляций подроста и культур сосны крымской выполнены нами на территории Белогорского и Симферопольского участков лесничеств в течение 2017 – 2019 гг. Опытные объекты

с определённой степенью условности разделены на три варианта. В первом случае опыт заложен в границах ценопопуляции подроста процветающего типа, для которой характерен успешный рост и развитие растений. В рамках второго варианта опыта рассмотрены особенности анатомо-морфологической структуры растений на примере ценопопуляции подроста равновесного типа. Кроме того, серия пробных площадей заложена в границах несомкнувшихся культур сосны крымской, где значительный отпад растений во многом был предопределён отсутствием системы уходов и нарастающей конкуренцией злаково-степного разнотравья.

В соответствии с особенностями пространственной и возрастной структуры подроста была сформирована сеть пробных площадей. В первом и во втором варианте опыта в основу исследования положена методика С.С. Пятницкого [12]. В пределах варианта опыта предусмотрена 4-х кратная повторность. В том случае, когда средняя высота подроста на объекте исследования не превышала 0,5 м, нами была заложена сеть системно размещённых учётных площадок размером 1×1 м (1 м²) на заранее подготовленных линейных трансектах. В границах каждой трансекты размещено 100 учётных площадок, каждая из которых расположена на пятиметровом расстоянии друг от друга. Общее количество учётных площадок составило 600 единиц. Формирование сети учётных площадок выполнено в соответствии с методическими положениями П. Грейг-Смита [4]. При описании растений учтён следующий комплекс показателей: диаметр шейки корня, высота растения, возраст, прирост верхушечной оси за последний год, размер кроны во взаимно противоположных направлениях. С целью выявления особенностей анатомо-морфологической структуры подроста было отобрано и описано 107 модельных растений. Из них 86 модельных образцов подроста и 21 модель отобрана в культурах сосны, созданных в 2011 г. Модельные растения отбирались из периферийной зоны биогрупп подроста, а также в границах несомкнувшихся культур сосны, где отчётливо прослеживается влияние *Elytrigia repens* (L.) Nevski [9].

Современный опыт гистометрических исследований молодняков сосны показывает, что негативное влияние на ксилему растений отчётливо проявляется в стволовой части растений, в непосредственной близости к корневой шейке [5, 15, 18,]. В этой связи, для биометрической оценки трахеид нами были использованы участки стволиков длиной 5–10 см, которые вырезали в нижней части растения [15, 18]. Для каждого из образцов выполнена серия срезов, которые помещались в глицерин, в соответствии с общепринятыми методиками [1]. Длительность хранения опытных образцов в холодильнике при температуре от 0 до –4 °С не превышала одной недели. На первом этапе для микроскопии при выполнении исследований трахеид подроста сосны нами использован микроскоп MicromedXS-3330, камера: Digital Camera for Microscope Science Lab DCM320 и программа TSView7; на втором – микроскоп Micromed-2 с камерой Tour Cam. Полученные в процессе выполнения наблюдений фотографии анализировались и отбирались типичные снимки. После чего были выполнены замеры трахеид в зонах и вне зон повреждения тканей подроста. В границах годичного кольца в пределах каждой из указанных зон выполнены замеры 30 трахеид из 5–8 смежных радиальных рядов [9, 11, 15, 16, 18, 20]. Основные характеристики, позволяющие выполнить сравнительную биометрическую оценку – радиальный размер трахеиды (РРТ), радиальный размер люмена, или полости трахеиды (РРЛ), толщина клеточной стенки (ТКС), а также площадь трахеиды (ПТ) и площадь люмена или полости трахеиды (ПЛ). Толщину клеточной стенки устанавливали как среднюю величину для двух противоположных стенок трахеиды [16, 18]. Для построения графиков, отражающих зависимость между толщиной клеточной стенки и полостью трахеиды нами было использовано более 300 совмещённых замеров полостей и

клеточных стенок для ранней и столько же совмещённых замеров для поздней части годовичного кольца подроста. Для всей серии образцов выполнена реакция Визнера на наличие лигнина в границах участков с деформированными трахеидами и вне зон повреждения [7]. Полученные данные обработаны методами математической статистики и в дальнейшем использованы при выполнении сравнительного анализа.

Результаты и их обсуждение

Причиной видимых отличий лесоводственно-таксационных показателей лесных культур и ценопопуляций подроста являются особенности их роста и развития. Так, например, при создании лесных культур применяется регулярный тип размещения растений. Равномерность размещения посадочного материала в пространстве предполагает обязательную систему уходов за культурой, направленную на исключение конкуренции и экологического замещения сосны. Отсутствие уходов приводит к негативным последствиям, в частности, повышенному их отпаду и гибели. В то время как успешность естественного возобновления, обусловлена пространственной структурой, выраженным контагиозным характером размещения растений [3, 14]. В качестве примера ниже приведены результаты оценки лесных культур и подроста сосны крымской на опытных объектах, приуроченных к условиям сухого сугруда. В первом случае это семилетние культуры, во втором ценопопуляция подроста с семилетней доминантой возрастного спектра (табл. 1 и 2).

Таблица 1

Биометрическая оценка семилетних культур сосны крымской

№ пробной площади	Количество растений тыс. шт./га	Диаметр на уровне шейки корня, см	Высота растения, м	Прирост верхушечной оси текущего года, см	Площадь проективной поверхности кроны, м ²	Относительная площадь кронового пространства
13	1,8	2,55±0,20	86,8±5,07	32,9±2,35	0,30±0,03	0,05
14	2,2	3,11±0,18	86,9±3,15	26,6±1,23	0,32±0,03	0,07
15	1,7	2,06±0,22	74,7±5,06	24,2±1,22	0,30±0,05	0,05
16	2,3	2,39±0,22	86,5±4,89	28,6±1,11	0,27±0,04	0,05

Проектная густота лесных культур (табл. 1) составляла немногим более 4,5 тыс. шт./га. Созданию культур предшествовала плантажная обработка залежи и последующая предпосадочная культивация почвы. На следующий после посадки год в связи с отпадом растений, были предусмотрены дополнения лесных культур. Уходы в междурядьях и в рядах были прекращены через два года после посадки, что обусловило высокий уровень задернения почвы.

Как следствие, густота растений по сравнению с проектной снизилась в 2,0 – 2,5 раза. В семилетнем возрасте средняя высота растений на объекте исследования не превышает метровой отметки. Тем не менее, текущий верхушечный прирост достигает $32,9 \pm 2,35$ см и превышает значение среднего показателя прироста за семь лет существования растений. Незначительная густота размещения растений, предусмотренная проектом на этапе посадки, и последующий отпад растений определили площадь кронового пространства культур. Данный показатель, определяемый нами как проективная поверхность крон подроста на 1 га, выраженная в относительных единицах, колеблется от 0,05 до 0,07. Перспектива процесса смыкания и формирования лесной среды, очевидно, займёт достаточно длительный промежуток времени или же будет отсутствовать в связи с ожидаемым отпадом растений.

На фоне лесных культур результаты биометрической оценки ценопопуляций подроста сосны крымской (табл. 2), позволяют утверждать, что состояние растений в границах естественным образом сложившихся биогрупп подроста заметно отличается от культур по целому ряду принятых к исследованию показателей. Так, например, средний возраст подроста колеблется от $6,6 \pm 0,28$ до $7,4 \pm 0,34$ гг., при этом доминирует семилетнее поколение, остальные лишь дополняют структуру возрастного спектра, в той или иной мере влияя на варьирование показателя среднего возраста. В границах сформированных ценопопуляций подроста *P. pallasiana* густота достигает 47,6 тыс. шт./га, средняя высота растений колеблется в границах 94 – 97 см (табл. 2). Одной из вероятных причин значительной густоты растений на единице площади является обилие и высокая жизнеспособность семян сосны крымской [10].

Таблица 2

**Биометрическая оценка ценопопуляций подроста сосны крымской с семилетней доминантой
возрастного спектра**

№ пробной площади	Количество тыс. шт./га	Возраст, лет	Диаметр на уровне шейки корня, см	Высота, см	Прирост верх. оси текущего года, см.	Площадь проективной поверхности кроны, м ²	Относительная площадь кронового пространства
37	16,0	$6,6 \pm 0,28$	$1,5 \pm 0,22$	$94,2 \pm 7,16$	$19,8 \pm 1,99$	$0,20 \pm 0,04$	0,3
39	24,9	$7,4 \pm 0,34$	$1,4 \pm 0,18$	$75,0 \pm 6,54$	$21,1 \pm 1,77$	$0,15 \pm 0,02$	0,4
39a	47,6	$6,9 \pm 0,21$	$1,5 \pm 0,15$	$72,6 \pm 2,95$	$20,4 \pm 1,34$	$0,18 \pm 0,02$	0,9
44	8,8	$7,0 \pm 0,24$	$2,3 \pm 0,29$	$97,0 \pm 7,89$	$24,2 \pm 1,69$	$0,31 \pm 0,06$	0,3

Характерной чертой пространственной структуры ценопопуляций и субценопопуляционных фрагментов подроста в отличие от культур является формирование единого кронового пространства. Так, площадь крон подроста в условиях естественным образом сформировавшихся растительных группировок на порядок выше, чем в культурах (табл. 2). Растениям в биогруппах свойственно заметное снижение диаметра на уровне шейки корня, высоты и прироста верхушечной оси за последний год (табл. 1, табл. 2.). Причина отличий состоит в том, что в условиях плотной популяционной упаковки ярко выражены процессы дифференциации растений. Как правило, в биогруппах количество отставшего в росте и развитии подроста доминирует, что сказывается на биометрических характеристиках растений. В каждом конкретном случае варьирование комплекса биометрических показателей является следствием авторегуляции структуры ценопопуляций в соответствии с ёмкостью сложившихся экологических ниш [3, 14, 17].

Подводя краткие итоги выполненного сравнения, следует обратить внимание на тот факт, что разница в количестве растений на объектах исследования, как минимум, десятикратная. Не менее заметны и отличия средней высоты, диаметра и прироста растений. Значительное варьирование, а порой и снижение средних величин в этом случае обусловлено взаимным влиянием, конкуренцией растений. Формирование совершенно особой микросреды, свойственной плотной группе, по мнению исследователей, во многом определяет особенности роста и развития подроста [3].

В условиях лесных культур при отсутствии системы уходов можно наблюдать зарастание лесокультурных площадей злаково-степной растительностью. Нередко доминирование среди растений напочвенного покрова на долгое время остается за пыреем, конкуренция со стороны которого является одним из факторов, определяющих особенности роста и развития растений в лесных культурах сосны крымской. Отставание в росте, отпад и даже гибель лесных культур – закономерное следствие такой конкуренции. Аналогичные процессы прослеживаются и в случае естественного возобновления. Так, например, большая вероятность экологического замещения сосны существует на

начальных этапах становления ценопопуляций подроста. В качестве иллюстрации приведём пример ценопопуляции подроста с трёх и четырехлетней доминантой возрастного спектра (табл. 3). Подрост сосны расположен 30 – 40 м. полосой вдоль стены материнского насаждения на землях, выведенных из-под сельскохозяйственного пользования.

Таблица 3

Биометрическая оценка подроста сосны крымской с трехлетней доминантой возрастного спектра

№ пробной площади	Количество растений тыс. шт./га	Возраст, лет	Высота, см	Прирост верхушечной оси			Тип ценопопуляции
				за последний год, см	средний, см	относительный	
401	45,5	3,6±0,04	11,1±0,25	2,1±0,07	3,0±0,04	0,7±0,02	депрессивный
402	32,3	3,1±0,03	6,7±0,14	1,7±0,07	2,1±0,04	0,8±0,02	депрессивный
403	29,7	3,5±0,05	15,3±0,60	4,5±0,22	4,2±0,09	1,0±0,03	равновесный
404	14,1	4,1±0,14	26,1±2,55	10,2±0,65	5,6±0,27	1,7±0,06	равновесный
405	2,9	4,1±0,30	41,4±7,66	16,5±2,33	8,8±1,00	1,8±0,11	равновесный
406	2,3	3,5±0,14	35,0±4,45	14,1±2,08	9,4±0,94	1,5±0,10	равновесный

Объяснить особенности пространственной структуры ценопопуляции возможно с привлечением методики П. Грейг-Смита [4]. В частности, при выполнении наблюдений было установлено, что доля «нулевых» площадок на объекте исследования колеблется в границах от 10% до 80%, а площадок с количеством десяти и более растений не превышает 10% порога. Следствием неравномерной плотности растений в границах сложившихся ценопопуляционных фрагментов, где на значительной части пространства отсутствует подрост сосны, является возрастающая конкуренция растений экологических аналогов и следующий за этим процесс затухания всплеска возобновления. Достаточно чувствительным индикатором состояния растений и основой ближайшего краткосрочного прогноза существования ценопопуляции является прирост верхушечной оси: текущий, средний, относительный (табл. 1, 2, 3) [14]. Неравномерная плотность растений, низкие показатели текущего и среднего прироста верхушечной оси, депрессивное состояние подроста послужили основанием для отбора модельных образцов с целью изучения особенностей проводящих тканей подроста. На данном объекте было отобрано 86 модельных образцов подроста сосны. Также модельные образцы в количестве 21 шт. были отобраны в культурах сосны, созданных в 2011 г (табл. 4). Причиной исследований анатомо-морфологической структуры растений на данном объекте является низкий уровень сохранности культур. Проектная густота посадки составляла 6,6 тыс. шт./га. Установленная нами фактическая численность растений, на момент исследования колеблется от 0,7 до 0,9 тыс. шт./га. Кроме того, отчетливо прослеживается зарастание лесокультурной площади пыреем *E. repens*, проективное покрытие которого достигало 80% и более. Краткая характеристика лесных культур приведена ниже (табл. 4).

Таблица 4

Биометрическая оценка шестилетних культур сосны крымской

№ пробной площади	Количество растений тыс. шт./га	Высота, см	Прирост верхушечной оси			Относительная площадь кронового пространства
			за последний год, см	средний, см	относительный	
301	0,9	65,2±5,24	21,6±1,71	13,4±0,34	2,10±0,15	0,03
305	0,7	58,9±4,19	19,1±1,19	10,3±0,58	1,90±0,09	0,02
36	2,0	84,2±2,30	28,1±0,81	13,4±0,34	2,10±0,04	0,06

Сравнительный анализ состояния лесных культур (табл. 1, табл. 4.) позволяет предположить, что резкое снижение густоты растений влечёт за собой не менее заметное снижение комплекса биометрических показателей, в том числе среднего и текущего прироста верхушечной оси растений. В настоящее время на объекте присутствуют усыхающие и усохшие растения, то есть процессы экологического замещения сосны крымской злаковой растительностью продолжаются. Результаты многочисленных, в том числе и выполненных нами исследований, являются основанием для выдвижения рабочей гипотезы о том, что вероятным механизмом, оказывающим влияние на состояние подроста и отпад растений является аллелопатический фон, формируемый *E. repens* [5, 6, 13, 14]. Для проверки выдвинутой гипотезы модельные образцы *P. pallasiana*, отобранные на опытных объектах, были использованы для выполнения микроскопических исследований. Визуальный осмотр моделей показал, что на поперечных срезах растений на уровне шейки корня присутствуют тёмные пятна неправильной формы, зачастую смещённые по отношению к центру поперечного среза. Дальнейшие микроскопические наблюдения позволили установить, что трахеиды *P. pallasiana* в границах зон повреждения более интенсивно окрашены, нередко внутренняя полость трахеиды и клеточная стенка деформированы, что оказывает заметное влияние на их биометрические характеристики (рис. 1 а, 1 б).

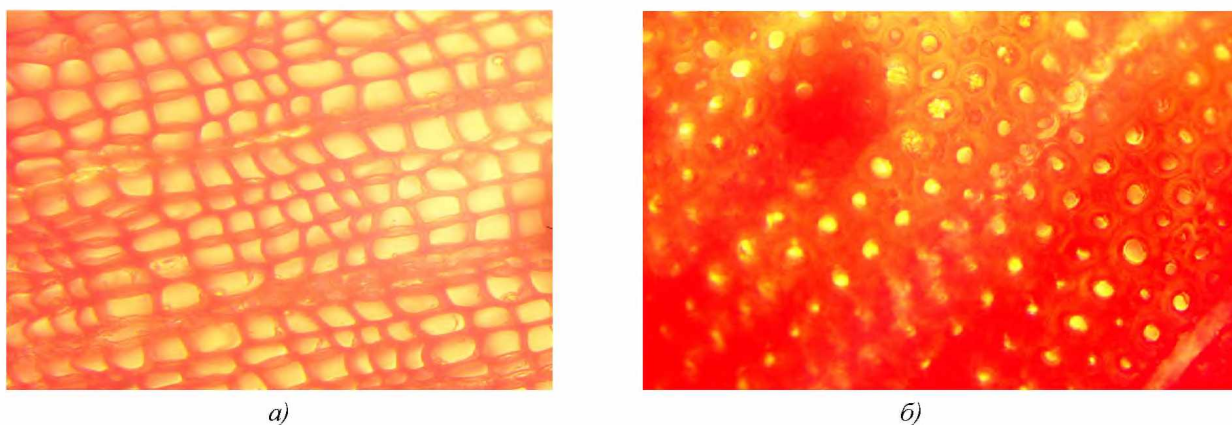


Рис. 1 Трахеиды подроста сосны крымской: а) в нормальном состоянии; б) в деформированном состоянии

Трахеиды вне зон повреждения имеют сравнительно правильную форму, без выраженной деформации полостей и клеточных стенок, в границах годичного кольца наблюдается дифференциация сосудов по размерам и форме характерная для ранней и поздней его части. Видимая разница, позволяющая судить о состоянии проводящих тканей подроста сосны крымской в зонах повреждения по сравнению с нормально развитыми трахеидами значительна. В случае деформации проводящих тканей отчётливо прослеживаются, как минимум, два сопряженных процесса – разрастание клеточной стенки и сужение полости трахеиды. Так, например, в первом случае (рис. 1 а) трахеиды *P. pallasiana* находятся в нормальном состоянии, во втором (рис. 1 б) наблюдается деформация проводящих тканей. Изменение линейных размеров трахеид может быть настолько выраженным, что в пределах годичного кольца исчезает разница между ранней и поздней древесиной (рис. 1 б). В процессе исследования было установлено, что одной из причин деформации является выраженная лигнификация клеточных стенок трахеид подроста. Наличие лигнина в тканях растений определялось реакцией с солянокислым флороглюцином (реакция Визнера) [7]. Характерная для реакции Визнера окраска трахеид в зонах повреждения служит основанием для

подтверждения усиления процесса лигнификации клеточных стенок и деформации полостей трахеид (рис 1). Вероятно, фиксируемые аномалии в структуре трахеид самосева и подроста сосны, приуроченного к зонам диффузной конкуренции, являются ответной, стрессовой реакцией растения на негативные воздействия среды обитания. Закономерным следствием деформации проводящих тканей является изменение линейных параметров проводящих тканей – радиального размера трахеиды и радиального размера люмена, площади трахеиды и площади полости трахеиды или люмена, а также толщины клеточной стенки. Полученные нами данные (табл. 5 и 6) позволяют выполнить сравнительную оценку варьирования основных характеристик проводящих тканей.

Таблица 5

Биометрическая оценка трахеид «ранней древесины» подроста сосны крымской

Измеряемые параметры и уровень их варьирования	Фрагмент ранней части древесного кольца				
	1	2	3	4	5
Вне зоны повреждения					
РРТ, мкм	25,2±0,39	21,4±0,36	19,9±0,43	19,6±0,42	19,1±0,25
Варьирование (V), %	8,6	9,2	11,9	11,6	7,2
РРЛ, мкм	21,2±0,37	18,1±0,29	17,0±0,42	16,1±0,41	15,5±0,24
Варьирование (V), %	9,6	8,9	13,4	14,0	8,5
ТКС, мкм	2,0±0,08	1,7±0,12	1,5±0,10	1,7±0,12	1,8±0,10
Варьирование (V), %	21,5	31,1	38,6	37,8	31,4
ПТ, мкм ²	504,2±15,74	364,3±12,22	316,6±14,1	304,8±13,26	288,7±7,76
Варьирование (V), %	17,1	18,4	24,3	23,8	14,7
ПЛ, мкм ²	356,7±12,37	260,7±8,50	230,6±11,85	208,4±10,96	189,4±5,85
Варьирование (V), %	19,0	17,9	28,1	28,8	16,9
В зоне повреждения					
РРТ, мкм	23,05±0,44	20,3±0,45	17,4±0,31	18,2±0,26	17,1±0,35
Варьирование (V), %	10,5	12,1	9,9	9,3	11,2
РРЛ, мкм	13,2±0,33	12,5±0,49	12,3±0,31	10,1±0,17	9,1±0,25
Варьирование (V)	13,9	21,3	13,6	8,0	15,2
ТКС, мкм	4,9±0,17	3,9±0,15	2,6±0,10	4,1±0,11	4,0±0,14
Варьирование (V)	10,4	20,7	21,5	15,1	19,8
ПТ, мкм ²	421,9±16,38	329,4±14,59	241,3±8,77	262,7±7,52	231,7±9,50
Варьирование (V)	21,3	24,3	19,9	15,7	22,5
ПЛ, мкм ²	139,3±7,06	128,0±10,06	121,5±5,75	80,7±2,78	66,1±3,51
Варьирование (V)	27,7	43,0	25,9	15,6	29,1

Так, например, среднее значение РРТ, расположенных вне зоны повреждения колеблется в пределах 19 – 25 мкм, в то время как максимальное значение данного показателя составляет немногим более 29 мкм. В данном случае варьирование линейных размеров трахеид обусловлено наличием постепенного перехода от ранней части годичного кольца к поздней. Аналогичные изменения прослеживаются и на уровне РРЛ, где размах варьирования составляет от 15 – 16 мкм до 21 – 22 мкм. При этом ТКС и уровень варьирования данного показателя составляет от 1,5 до 2,0 мкм (табл. 5). В зонах повреждения прослеживаются значительные изменения линейных размеров трахеид, прежде всего, для РРЛ, достигая разницы в 1,5 – 2 раза. В свою очередь деформация линейных параметров, приводит к изменению площади трахеиды и площади полости трахеиды. Так, например, ПЛ в зоне повреждения в 2 и даже в 3 раза меньше, чем для здоровых, неповреждённых элементов проводящих тканей. Установленные показатели размаха варьирования ПЛ для неповреждённой части годичного кольца колеблются от $189,4 \pm 5,85$ мкм² до $356,7 \pm 12,37$ мкм², в то время как для деформированных трахеид зафиксированы колебания от $66,1 \pm 3,51$ мкм² до $139,3 \pm 7,06$ мкм². Указанные отличия становятся ещё более очевидными в случае выявления

закономерностей между основными характеристиками, принятыми к исследованию: толщиной клеточной стенки и площадью полости трахеиды (рис. 2 а, 2 б).

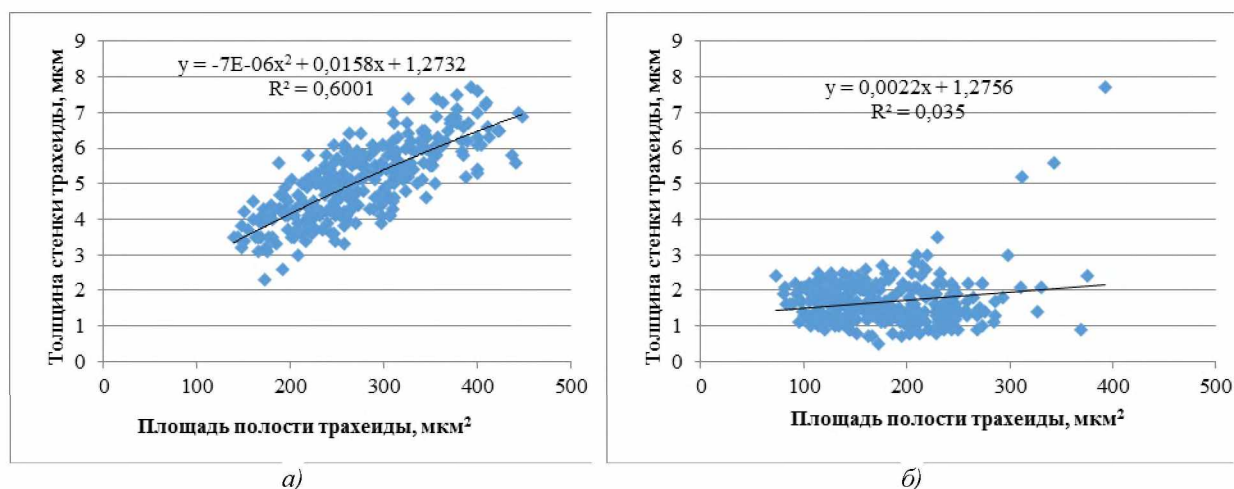


Рис. 2 Зависимость между толщиной клеточной стенки и площадью полости трахеиды: *а)* трахеиды, расположенные в ранней части древесного кольца вне зоны повреждения; *б)* трахеиды, расположенные в зоне повреждения, ранняя часть древесного кольца

Различия в структуре точек совмещённых замеров позволяют для каждой из указанных выборок построить типичные кривые распределения (рис. 2 а, 2 б), которые нецелесообразно объединять в общую, поскольку на графиках отображены разные состояния клеточных структур проводящих тканей подроста *P. pallasiana*. Сравнивая основные параметры трахеид, расположенных в ранней и поздней части годичного кольца следует отметить, что радиальный размер трахеиды подроста сосны крымской снижается практически в два раза. Так, для ранней древесины РРТ колеблется от $19,1 \pm 0,25$ до $25,2 \pm 0,39$ мкм, для поздней аналогичные составляют от $12,0 \pm 0,18$ до $13,1 \pm 0,24$ мкм, ТКС колеблется от $1,9 \pm 0,08$ до $2,1 \pm 0,08$ мкм. Ещё большее отличие прослеживается для таких показателей как площадь трахеиды и площадь полости трахеиды или люмена. В частности нами зафиксировано, что для ранней древесины ПЛ колеблется от $189,4 \pm 5,85$ до $356,7 \pm 12,37$ мкм². Для поздней древесины этот же показатель изменяется от $58,3 \pm 0,17$ до $69,8 \pm 2,87$ мкм². То есть, прослеживается, по меньшей мере, снижение площади полости трахеиды в 3 – 4 раза. Не менее заметная разница просматривается при сравнении линейных размеров трахеид поздней древесины, расположенных в зонах и вне зон повреждения (табл. 6). Так, для трахеид подроста *P. pallasiana* поздней части древесного кольца, приуроченных к зонам повреждения и расположенных за их пределами наиболее рельефной будет разница в радиальном размере люмена и толщине клеточной стенки. В частности, радиальный размер люмена в границах зон повреждения по результатам наших данных в среднем на 30% меньше чем на здоровых участках. Соответственно площадь люмена в зонах повреждения уменьшается в 2 – 3 раза.

Таблица 6

Биометрическая оценка трахеид в зоне «поздней древесины» подроста сосны крымской

Измеряемые параметры и уровень их варьирования	Сравниваемый образец среза				
	1	2	3	4	5
Вне зоны повреждения					
РРТ, мкм	13,1±0,24	12,8±0,20	12,6±0,20	12,3±0,17	12,0±0,18
Варьирование (V), %	10,3	10,1	8,6	7,7	8,0
РРЛ, мкм	9,4±0,20	8,8±0,16	9,4±0,18	8,6±0,15	8,8±0,14
Варьирование (V), %	11,5	8,8	10,7	9,5	8,9
ТКС, мкм	1,9±0,08	2,0±0,09	1,6±0,06	1,9±0,08	1,6±0,05
Варьирование (V), %	24,7	25,4	19,4	22,7	16,3
ПТ, мкм ²	135,8±5,21	128,4±4,20	125,7±3,95	120,0±3,36	114,6±3,30
Варьирование (V), %	21,0	17,9	17,2	15,3	15,8
ПЛ, мкм ²	69,8±2,87	61,3±2,24	69,9±2,71	58,3±0,17	60,9±1,88
Варьирование (V), %	22,5	20,0	21,3	19,5	16,9
В зоне повреждения					
РРТ, мкм	14,5±0,31	13,4±0,36	12,9±0,21	12,8±0,29	12,6±0,24
Варьирование (V), %	11,5	14,8	9,1	12,4	10,3
РРЛ, мкм	6,0±0,22	6,7±0,17	5,6±0,17	5,6±0,19	5,1±0,20
Варьирование (V), %	20,1	13,7	17,3	18,5	21,4
ТКС, мкм	4,3±0,11	3,4±0,17	3,7±0,12	3,6±0,10	3,7±0,12
Варьирование (V), %	14,1	27,1	13,8	15,6	18,1
ПТ, мкм ²	168,5±7,03	143,7±7,81	132,4±4,31	132,7±5,82	126,3±4,82
Варьирование (V), %	22,8	29,8	17,9	24,1	20,9
ПЛ, мкм ²	29,4±2,25	36,1±1,81	24,9±1,49	25,7±1,66	21,7±1,60
Варьирование (V), %	41,9	27,5	32,7	35,3	40,5

Толщина клеточной стенки увеличивается двукратно и более. Вне зоны повреждения толщина клеточной стенки колеблется от $1,9 \pm 0,08$ до $2,1 \pm 0,08$ мкм, в то время как для деформированной ткани это показатель может достигать значения $4,3 \pm 0,11$ мкм. Площадь полости трахеиды на неповреждённом участке колеблется от $58,3 \pm 0,17$ до $69,8 \pm 2,87$ мкм², в зонах повреждения этот же показатель составляет от $21,7 \pm 1,60$ до $36,1 \pm 1,81$ мкм². Результаты сравнения средних величин, установленные нами для проводящих тканей подроста сосны крымской в зонах и вне зон повреждения (табл. 7), позволяют говорить о существующей достоверной разнице ($t_d > t_{st}$ для 95-го уровня значимости) между исследуемыми показателями.

Разница биометрических оценок трахеид в границах зон повреждения и за их пределами, а также выявленная зависимость между толщиной клеточной стенки трахеиды и площадью её полости позволяет предполагать, что в данном случае наблюдаются, если не противоположные, то разные по направленности и биологическому значению процессы. В каждом конкретном случае соотношение тканей и уровень их деформации будет зависеть от особенностей взаимного влияния ценопопуляций на определенном этапе их развития.

Таблица 7

Оценка достоверности разности средних величин размеров трахеид подроста сосны крымской в зоне и вне зоны повреждения

Расчетный критерий Стьюдента (t_d)	В зоне повреждения		
	РРЛ, мкм	ТКС, мкм	ПЛ, мкм ²
Вне зоны повреждения			
РРЛ, мкм	28,18	–	–
ТКС, мкм	–	-26,42	–
ПЛ, мкм ²	–	–	29,21

Вероятно, следствием указанного процесса является нарушение водного баланса растений и последующее за ним торможение ростовых процессов подроста. Такое замедление или отставание в росте мы наблюдаем в зонах диффузной конкуренции, когда растения за пределами смыкания кронового пространства биогруппы и одиночно стоящие растения не только отстают в росте и развитии, но и со временем гибнут. В границах таких зон становится объясним процесс экологического замещения, а, следовательно, прогнозируем и порядок событий в рамках реализации процесса репродуктивного потенциала насаждений в категорию самосева и подроста, по меньшей мере, в двух наиболее вероятных вариантах его реализации.

Выводы

Результаты гистологических исследований подроста сосны крымской, приуроченного к зонам диффузной конкуренции ценопопуляций, позволили выявить наличие процессов деформации проводящих тканей растений, приуроченных к зонам диффузной конкуренции. Аналогичные изменения трахеид установлены и для культур сосны низкого жизненного состояния. Характерная для реакции Визнера окраска трахеид в зонах повреждения тканей подроста является основанием для выдвижения рабочей гипотезы о том, процессы деформации трахеид обусловлены усилением лигнификации клеточных стенок проводящих тканей подроста сосны крымской.

Биометрическая оценка проводящих тканей показала, что следствием деформации является изменение радиального размера трахеиды и люмена, толщины клеточной стенки, а также площади полости трахеиды. Установленная разница биометрических оценок трахеид в границах зон повреждения и за их пределами достоверна.

Вероятным механизмом, оказывающим влияние на состояние подроста и отпад растений в зонах диффузной конкуренции или «краевого эффекта», является деформация проводящих тканей подроста. Фиксируемые аномалии в структуре трахеид растений позволяют объяснить процессы экологического замещения в зонах диффузной конкуренции ценопопуляций.

Список литературы

1. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков 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.
2. Белов А.А. Структура годичных колец древесины сосны обыкновенной в зоне аварии на Чернобыльской АЭС в связи с густотой древостоев // Лесоведение. – 2018. – № 4. – С. 285 – 291.
3. Гончар М.Т. О влиянии группового произрастания соснового подроста на условия микросреды // Зап. ХСХИ. – 1957. – Т. XVI. – С. 135–150.
4. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. – М.: Мир, 1967. – 358 с.
5. Гродзинский А.М. Аллелопатия растений и почвоутомление. – Киев: Наукова думка, 1991. – 432 с.
6. Грюммер Г. Взаимное влияние высших растений – аллелопатия. – М.: Изд-во иностр. лит., 1957. – 262 с.
7. Дёмин В.А. Химия процессов целлюлозно-бумажного производства Часть I. // Структура, свойства и химические реакции лигнина. Учебное пособие 2-е изд., переработанное. – Сыктывкар: СЛИ, 2014. – 63 с.
8. Злобин Ю.А. Оценка качества ценопопуляций подроста древесных пород // Лесоведение. – 1976. – № 6. – С. 72 – 79.

9. Кищенко И.Т. Анатомическое строение годичного кольца деревьев *Pinus sylvestris* L. в разных типах леса таежной зоны // Лесной журнал. – 2016. – № 4. – С. 61–70.
10. Коба В.П., Жигалова Т.П. Экспериментальная оценка постпирогенной жизнеспособности семян сосны Палласа // Лесоведение. – 2018. – № 6. – С. 417–425.
11. Павлов И.И., Агеев А.А., Барабанова О.А. Формирование годичных колец у основных хвойных лесобразующих пород Сибири после дефолиации кроны *Dendrolimus superans sibiricus* Tschetv. // Хвойные бореальной зоны. – 2009. – Т. XXVI, № 2. – С. 161 – 172.
12. Пятницкий С.С. Методика исследований естественного семенного возобновления в лесах левобережной Лесостепи Украины. – Х., 1959. – С. 18 – 26.
13. Райс Э. Аллелопатия. – М.: Мир, 1978. – 392 с.
14. Салтыков А.Н. Структурно-функциональные особенности естественного возобновления придонских боров. – Симферополь: ИТ «Ариал», 2019. – 361 с.
15. Салтыков А.Н., Мищенко А.В., Войтенкова Н.Н., Денченкова Е.В., Борисова В.Л. Особенности анатомо-морфологической структуры подроста сосны в зонах диффузной конкуренции // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия «Естественные науки». – 2016. – № 25 (246). – Вып. 37. – С. 21 – 30.
16. Свидерская И.В., Суховольская В.Г., Радостева Е.Ю., Кирдянов А.В. Модельная оценка оптимального соотношения между толщиной клеточной стенки и размером люмена у трахейд хвойных // Биология. – 2011. – № 4. – С. 183 – 196.
17. Синицын Е.Н. Естественное возобновление сосняков Усманского и Хреновского боров: монография. – Воронеж: Изд-во ВГПУ, 2008. – 307 с.
18. Судачкова Н.Е., Милютин И.Л., Романова Л.И. Влияние стрессового воздействия на ксилогенез сосны обыкновенной в условиях Сибири // Лесоведение. 2007. – № 6. – С. 101 – 106.
19. Флора европейской части СССР / Под ред. Ан.А. Федорова. – Ленинград: Наука, 1974. – Т. 1. – 404 с.
20. Хох А.Н. Влияние географических условий местопроизрастания на особенности анатомических структур годичных слоев сосны обыкновенной // Первые Международные чтения памяти Г.Ф. Морозова: «Биологическое разнообразие и устойчивость лесных и урбосистем». – Симферополь: ИТ «Ариал», 2019. – С. 142 – 146.

Статья поступила в редакцию 21.04.2020 г.

Saltykov A.N., Repetskaya A.I. Causes and consequences of deformations of vascular tissues of Crimean pine understory // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2020. – № 135. – P. 38-49.

A characteristic feature of the spatial structure of Crimean pine understory (*Pinus pallasiana* D. Don) coenopopulations is the uneven density of population fields, which has a fairly strong influence on the plants growth and development. As a rule, on the understory biogroup periphery there are individuals noticeably lagging in growth. With a significant density of plants and a high level of intraspecific competition in the biogroup center, the opposite effect is observed by the researchers. So far, there is no explanation for the mechanism of such differentiation of plants confined to different, sometimes diametrically opposite environmental conditions. Therefore we studied the anatomical and morphological structure of plants confined to diffuse competition zones, as well as non-closed canopy cultures of Crimean pine with low capacity for survival. The results of microscopic studies allowed us to discover deformed vascular tissues of the understory confined to the diffuse competition zones of existing cenopopulations. In each case, the level of vascular tissues deformation will depend on the features of cenopopulations mutual influence, the autoregulation of its structure in accordance with the capacity of the ecological niche.

Key words: natural regeneration; understory coenopopulation; tracheids; allelopathy; lignin