

УДК 581.8

А.В. Степанова  
К.Е. Чеботарева  
Ш. Цоож

A.V. Stepanova  
K.E. Chebotareva  
Sh. Tsooj

**СТРУКТУРА СЛОЕВ ПРИРОСТА ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ  
У ТРАВЯНИСТЫХ И ПОЛУДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ МОНГОЛИИ**

**THE STRUCTURE OF SECONDARY XYLEM LAYERS IN HERBS AND SEMI-SHRUBS OF MONGOLIA**

В статье представлены результаты исследования анатомического строения корней 70 видов многолетних травянистых и полудревесных растений Монголии. Проведена типификация, выделено 4 типа анатомического строения корней и определена частота встречаемости типов, их экологическая и систематическая приуроченность.

**Введение.** Определение возраста травянистых растений по слоям прироста вторичной ксилемы в многолетних подземных органах – малоизученная тема, имеющая, однако, большой потенциал для экологии, геоботаники и популяционных исследований. В последние два десятилетия интерес к этому вопросу возрос (обзоры см.: Schweingruber, Poschlod, 2005; Степанова, 2011).

Проведенные нами предварительные исследования показали, что около половины многолетних травянистых и полудревесных растений Монголии имеют стрежневой корень на протяжении всего онтогенеза или большей его части (Степанова, Цоож, 2011). А из всех исследованных растений со стержневым корнем, около 50% имеют в его вторичной ксилеме более или менее выраженную тангентальную слоистость (Степанова и др., 2010). Настоящая статья посвящена анализу разнообразия структуры слоев прироста у травянистых и полудревесных растений Монголии.

**Материал и методы.** Многолетние травянистые и полудревесные растения, относящиеся к 70 видам разного систематического положения, были собраны маршрутным методом в разных степных формациях: горной, петрофитной, сухой, разнотравной, ковыльковой, а также на скалах, по берегам озер и рек, на каменистых склонах, песках и в полупустынях. Подземные органы – стержневые корни и корневища – фиксировали в 60% спирте, для каждого образца записывали дату и место сбора и изготавливали гербарный образец. Анатомический анализ осуществляли по поперечным срезам, изготовленным с помощью замораживающего микротомы и окрашенным смесью сафранина и альцианового голубого (Jansen et al., 2004). В тех случаях, когда образцы рассыпались в процессе резки, использовали заливку в 25% желатин по методу О.В. Волковой и Ю.К. Елецкого (Волкова, Елецкий, 1982).

**Результаты и их обсуждение. Типификация строения вторичной ксилемы.** В результате проведенного исследования были выделены следующие четыре типа анатомического строения вторичной ксилемы.

1. Тип L (лигнифицированные): ксилема состоит преимущественно из волокон и сосудов, удельный объем паренхимы меньше, чем волокон. Этот тип включает 2 подтипа: Ld – с отчетливыми и Lu – с неясными границами слоев прироста.

2. Тип U (нелигнифицированные): ксилема состоит преимущественно из паренхимных клеток с нелигнифицированными стенками сосудов. Так как волокна у этого типа немногочисленны или отсутствуют, полосы сплюснутых элементов в большинстве случаев не наблюдается, границы, если они есть, выражены за счет кольца более крупных и/или более плотно расположенных сосудов в начале слоя прироста. Соответственно, различаются три подтипа: Ud – кольцо сосудов выражено отчетливо, Uu – наблюдается неотчетливая тангентальная слоистость, Ua – ксилема рассеяно-сосудистая.

3. Тип Z (зональные): каждый слой прироста состоит из разных по составу тангентальных зон, как правило, сосудисто-волоконистой и сосудисто-паренхимной.

4. Тип P (партикулирующие): кольцо ксилемы на поперечном срезе состоит из округлых фрагментов, окруженных перидермой. Во внешнем виде растения это выражается в расщеплении корня на продольные тяжи.

У особой одного и того же вида из разных условий произрастания наблюдается относительное постоянство строения ксилемы. Тип анатомического строения корня: L, U или Z+P обычно сохраняется в пределах вида, выраженность слоев стабильна у видов с лигнифицированными корнями и может быть

стабильной или варьировать у видов с нелигнифицированными корнями. Зональный и партикулирующий типы часто встречаются у растений одного вида и, вероятно, представляют собой разные возрастные стадии развития корня: тангентальные паренхимные прослойки, характерные для зонального типа являются структурной основой для заложения внутренней перидермы. Проверка этого предположения требует дополнительных онтогенетических исследований.

Встречаемость разных типов структуры соотносится между собой следующим образом (в %): Ld – 12; Lu – 9; Ud – 14; Uu – 14; Ua – 23; P – 14; Z – 12. Таким образом, 26% исследованных видов имеют отчетливые слои прироста и 23 % – неясные. Зональная структура также характеризуется выраженными слоями прироста, однако процессы партикуляции (являющиеся в данном случае признаками взрослого, а не сенильного состояния) делают определение возраста растений таких видов затруднительным. Вероятно, слои прироста у таких растений могут быть использованы для специальных целей: определения возраста начала партикуляции, анализа интенсивности семенного размножения за несколько лет и т. п.

**Систематическая приуроченность разных типов.** Растения с выраженными слоями прироста имеют различное систематическое положение и встречаются во всех исследованных семействах: Apiaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Convolvulaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Linaceae, Plumbaginaceae, Polygalaceae, Polygonaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Rutaceae, Thymeliaceae. Для семи семейств, количество образцов в которых составило более шести, была проанализирована таксономическая специфика встречаемости слоев прироста с разной структурой границ (Apiaceae, Asteraceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Fabaceae, Lamiaceae и Rosaceae). У видов из Apiaceae и Caryophyllaceae встречается исключительно паренхиматизированная ксилема, относящаяся к типу U (Ud, Uu, Ua). Выраженность границ слоев прироста варьирует в обоих семействах от отчетливых до отсутствующих. В семействе Lamiaceae преобладающее большинство исследованных образцов (80%) характеризуется либо зональной, либо партикулирующей структурой.

**Экологические особенности разных типов.** Практически в каждой точке сбора (а количество образцов из одной точки достигало в некоторых случаях 15) обнаружены виды с разными типами строения, различия наблюдаются лишь в их соотношении. Лигнифицированные корни (Ld+Lu) присутствуют обычно в относительно небольшом количестве, от 5 до 25%. Высокие показатели встречаемости этих типов (около 50%) наблюдаются по берегам озер и рек и в наиболее сухих типах местообитаний – пустынной степи и полупустыне. В первом случае это может быть связано с периодическим подтоплением почв, во втором – с увеличением доли полудревесных растений. Доля видов с корнями партикулирующего и зонального типа (P+Z) составляет, как правило, менее 20%, однако в сухих и пустынных степях и полупустынях, а также на каменистых осыпях достигает половины. Это показывает, что партикуляция корня, характерная для травянистых растений Монголии, представляет собой адаптацию к засухе (и, вероятно, к механическому повреждению камнями), но не к объеданию животными. Расщепление, характерное для партикулирующего типа, может предоставлять структурную основу для вегетативного размножения, однако в условиях Монголии, этот механизм не реализуется, так как недостаточное количество почвенной влаги делает затруднительным образование придаточных корней. С другой стороны – партикуляция такого рода, при которой каждая часть побеговой системы связана с одной-двумя частями корня, отграниченными перидермой, препятствует распространению некротических процессов от отмирающих побегов на весь корень. Обилие видов с партикулирующими корнями на каменистых склонах может быть также следствием частой встречаемости в этих условиях видов семейства Lamiaceae и некоторых родов из семейства Fabaceae (например, *Astragalus* и *Oxytropis*), для которых такая структура корней характерна.

**Заключение.** Проведенное нами исследование показало, что многолетние травянистые и полудревесные растения Монголии демонстрируют широкое разнообразие строения главного корня. Выраженность границ слоев прироста зависит от преобладания волокон/паренхимных клеток и кольцесосудистости/рассеяно-сосудистости. Выделено 4 типа строения, однако строгой таксономической или экологической приуроченности этих типов не обнаружено. Полученные данные ставят вопрос о природе факторов, определяющих строение вторичной ксилемы корней многолетних травянистых и полудревесных растений. Для этого необходимы дальнейшие исследования, в частности, изучение формирования этой ткани в развитии.

**Благодарности.** Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты РФФИ № 09-04-90206 Монг\_а и №11-04-92204 Монг\_а) в рамках Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции.

## ЛИТЕРАТУРА

**Волкова О.В., Елецкий Ю.К.** Основы гистологии с гистологической техникой. – М.: Медицина, 1982. – 303 с.

**Степанова А.В., Алтанцогж А., Рудский И.В., Сэмжид Т., Слемнев Н.Н., Чеботарева К.Е., Цэрэнхант Г., Цоож Ш., Гамалей Ю.В.** Встречаемость слоев прироста вторичной ксилемы главного корня у травянистых растений Монголии // Экологические последствия биосферных процессов в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии / Тр. междунар. конф. – Улан-Батор, 2010. – Т. 1. – С. 291–292.

**Степанова А.В.** Ксилохронология травянистых и полудревесных двудольных растений // Бот. журн., 2011. – Т. 96, № 6. – С. 673–680.

**Степанова А.В., Цоож Ш.** Распространение стержнекорневых травянистых и полудревесных растений во флоре Монголии // Труды ин-та Ботаники АН Монголии, 2011. – № 23. – С. 81–83.

**Jansen S., Choat B., Vinckier S., Lens F., Schols P., Smets E.** Intervascular pit membranes with a torus in the wood of *Ulmus* (Ulmaceae) and related genera // New Phytologist, 2004. – Vol. 163. – P. 51–59.

**Schweingruber F.H., Poschlod P.** Growth rings in herbs and shrubs: life-spine, age determination and stem anatomy // Forest Snow and Landscape Research, 2005. – Vol. 79. – P. 197–415.

## SUMMARY

This paper presents the results of the study of anatomical structure of roots of 70 species of perennial herbaceous plants and semi-shrubs growing in Mongolia. Four types of anatomical structure of roots are identified. The frequency of occurrence of types, and their ecological and systematic correlation are discussed.