

## Морфолого-анатомические особенности подземных органов покрытосеменных многолетников, произрастающих в экстремальных условиях среды

Л. Г. ТАРШИС<sup>1</sup>, Г. И. ТАРШИС<sup>1</sup>, Л. М. МОРОЗОВА<sup>2</sup>, С. Н. ЭКТОВА<sup>2</sup>, М. СОБОТИК<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Уральский государственный педагогический университет  
620102, Екатеринбург, просп. Космонавтов, 26  
E-mail: tarshis@etel.ru

<sup>2</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а  
E-mail: morozova@iue.uran.ru

<sup>3</sup> Институт социологии растений  
9020, Австрия, Клагенфурт, Кемпфштрассе, 12

### АННОТАЦИЯ

Выявлены морфолого-анатомические особенности подземных органов 12 видов покрытосеменных растений, произрастающих в тундре на п-ове Ямал. Определены структурные признаки корней и корневищ, используемые для их идентификации и важные для понимания адаптации видов к экстремальным условиям.

**Ключевые слова:** адаптация, анатомо-морфологические особенности, подземные органы, корни, корневища, магнолиофиты.

Проблема адаптации магнолиофитов к экстремальным условиям среды является в настоящее время одной из центральных в экологии растений. Она тесно связана с интенсивным освоением природных ресурсов Крайнего Севера и неизбежным при этом нарушением условий обитания тундровых растений. Очевидно, что основанием для суждения об адаптации видов различного систематического положения к суровым условиям высоких широт и высокогорий должно служить изучение структурных особенностей подземных органов покрытосеменных многолетников, широко представленных во флоре Арктики. Однако до сих пор при выясне-

нии особенностей структурной адаптации тундровых растений исследователи продолжают уделять внимание в основном структуре и процессам роста надземных побегов и их элементов [1]. Анатомо-морфологические особенности корней и корневищ у видов, обитающих в суровых экологических условиях и обладающих высоким адаптивным потенциалом, до настоящего времени остаются малоизученными, хотя в отечественной и зарубежной литературе имеются некоторые сведения по морфологии и анатомии корней арктических и альпийских видов, произрастающих в равнинной тундре и на высокогорьях [2, 3]. Следует подчеркнуть, что изучение

анатомо-морфологических особенностей подземных органов арктических покрытосеменных растений необходимо для выявления комплекса структурных признаков корней и корневищ, развитых у тундровых видов и обеспечивающих им возможность произрастания в экстремальных условиях среды.

В работе представлены результаты морфолого-анатомического исследования подземных органов видов растений, широко представленных в тундре п-ова Ямал.

#### РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала осуществлен в июле – августе 2009 г. в пойме нижнего течения р. Сёяха (Мутная) и на побережье Карского моря севернее дельты р. Мордыяха. В системе геоботанического районирования данная территория относится к северо-западному сектору подзоны северных (типичных) субарктических тундр тундровой зоны. В районе формируется суровый арктический климат с большими перепадами температур воздуха. Зимний период длится около 9 мес., лето – около 2 мес. Короткий теплый сезон характеризуется морозящими осадками [4].

Материал для исследования подземных органов 12 видов покрытосеменных травянистых многолетников и кустарничков собран в природных ценопопуляциях видов, обнаруженных в разных экотопах полуострова. В полевых условиях из субстратов методом сухой откопки извлекали корневые системы генеративных особей каждого вида в пятикратной повторности. Затем их отмывали от грунта, фиксировали в 75 % этаноле, транспортировали в лабораторию, где включали в состав ризотеки для детального изучения структурных особенностей [5]. Биоморфологическую характеристику видов давали по методу И. Г. Серебрякова [6]. Анатомический анализ серий поперечных срезов корней и корневищ проводили с помощью традиционного метода световой микроскопии [7]. Его возможности были расширены благодаря использованию в работе цифровой камеры – окуляра ДСМ 510, бинокулярного микроскопа, компьютера и компьютерной программы “Minisee”, позволивших провести точное измерение параметров всех микроструктур.

Латинские названия видов приведены по С. К. Черепанову [8]. С помощью шкалы уровня изменчивости, составленной С. А. Мамаевым [9], и определений коэффициентов вариаций признаков ( $CV$ , %) проводили оценку варьирования микроструктур с последующей статистической обработкой результатов измерений.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования показали, что у генеративных особей 12 видов, принадлежащих к различным биоморфам и таксонам отдела Magnoliophyta, в подземной сфере сформированы вторично гоморизные корневые системы. В подземной сфере 10 видов хорошо развиты разнообразные подземные побеги – корневища, или ризомы, на которых образованы многочисленные придаточные кладогенные корни. Структурная организация корневой системы у генеративных особей каждого из 12 исследованных видов имеет четко выраженный специфичный характер. Следует подчеркнуть, что видоспецифичность структурной организации корневой системы наиболее четко прослеживается при сравнении серии видов, принадлежащих к одному роду, например *Ranunculus*. Так, у особей лютика мохнатовидного (*Ranunculus lanuginosiformis* Selin ex Felirn.) в составе корневой системы насчитывается до 12–13 тонких светло-коричневых кладогенных корней, расположенных поперечно на трех годичных приростах ортотропных или косых корневищ (рис. 1). У особей лютика лапландского (*Ranunculus lapponicus* L.) от коротких и плотных корневищ отрастают тонкие, длинные, плагиотропные светлые столоны, укореняемые в каждом узле 5–7 подузловыми кладогенными корнями (рис. 2). У лютика Палласа (*Ranunculus pallasii* Schlecht.) формируется кистевидная корневая система, состоящая из 8–13 кладогенных шнуровидных и эластичных корней (рис. 3). Сравнительно-анатомическое изучение кладогенных корней и корневищ у видов растений, обитающих в условиях Заполярья, показывает, что не только внешнее, но и внутреннее строение этих органов разнообразно и имеет специфичный для таксонов характер.



Рис. 1. Подземные органы лютика мохнатовидного (*Ranunculus lanuginosiformis*)



Рис. 3. Корневая система лютика Палласа (*Ranunculus pallasii*)

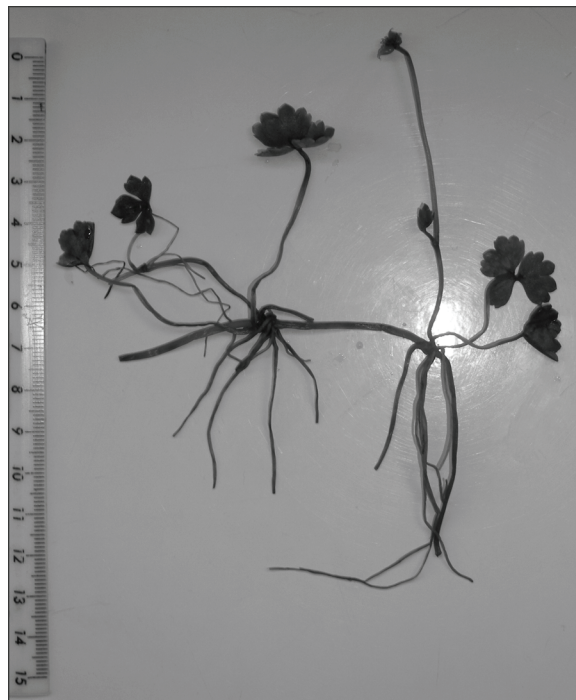


Рис. 2. Подземные органы лютика лапландского (*Ranunculus lapponicus*)

Специфика анатомических особенностей корней растений наиболее четко выражена у двудольных трав и кустарничков, обладающих различной способностью к вторичному росту. Обнаружено, что самым незначительным вторичным ростом в суровых условиях Заполярья обладают корни видов из семейства Ranunculaceae. Например, у калужницы арктической (*Caltha arctica* R. Br.) и трех перечисленных видов лютиков деятельность камбия, закладывающегося в стеле корней, крайне заторможена. Следствием этого является незначительный прирост корней в толщину, сохранение даже в базальной их части первичной коры с характерным для видов расположением клеток паренхимы и полостей аэренхимы (рис. 4). У этих видов обнаруживаются своеобразные соотношения по мощности между топографическими зонами в корнях. Они могут быть четко выражены с помощью индексов, отражающих превосходство размеров первичной коры над стелой в 4,7–6,5 раз (табл. 1).

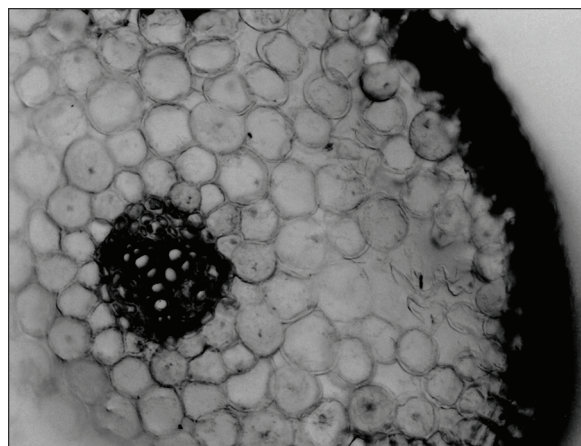


Рис. 4. Поперечный срез корня лютика лапландского (*Ranunculus lapponicus*)  $\times 90$

Оценка варьирования анатомических структур корней показала, что большая их часть варьирует на очень низком и низком уровнях. Лишь размеры полостей аэренхимы и клеток коры характеризуются средним и повышенным уровнем изменчивости.

Наиболее значительным вторичным ростом среди изученных видов отличаются корни брусники малой (*Vaccinium minus* (Lodd.) Worosch.) и синюхи остролепестной (*Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult.). Благодаря высокой камбиальной активности в корнях у особей этих видов, достигших генеративного состояния, формируется мощная древесина, превосходящая по ширине отмирающую первичную кору в 3,8–4,2 раза (табл. 2).

Т а б л и ц а 1

**Варьирование размеров топографических зон и отдельных микроструктур корней у видов семейства Ranunculaceae**

Вид	Размер, мкм						Index $r^1/r^2$
	радиуса корня (R)	радиуса коры ( $r^1$ )	радиуса стелы ( $r^2$ )	клетки коры (max) M (CV, %)	сосуда ме-таксилемы (max) M (CV, %)	полости аэренхимы (max) M (CV, %)	
	$M \pm m$ (CV, %)	$M \pm m$ (CV, %)	$M \pm m$ (CV, %)				
<i>Ranunculus lanuginosiformis</i>	640 $\pm$ 7 (4)	528 $\pm$ 7 (4)	112 $\pm$ 2 (4)	59 (9)	31 –	153 (29)	4,7
<i>Ranunculus lapponicus</i>	474 $\pm$ 3 (2)	397 $\pm$ 3 (3)	77 $\pm$ 2 (6)	66 (2)	15 –	131 (23)	5,1
<i>Ranunculus pallasii</i>	663 $\pm$ 9 (5)	574 $\pm$ 8 (4)	89 $\pm$ 2 (6)	65 (8)	15 –	256 (18)	6,5
<i>Caltha palustris</i>	773 $\pm$ 13 (5)	667 $\pm$ 11 (5)	106 $\pm$ 3 (9)	65 (8)	15 –	168 (18)	6,3

Т а б л и ц а 2

**Варьирование размеров топографических зон и отдельных микроструктур у корней видов из класса Magnoliopsida**

Вид	Размер, мкм						Index $r^1/r^2$
	радиуса корня (R)	радиуса коры ( $r^1$ )	радиуса стелы ( $r^2$ )	клетки коры (max) M (CV, %)	сосуда ме-таксилемы (max) M (CV, %)		
	$M \pm m$ (CV, %)	$M \pm m$ (CV, %)	$M \pm m$ (CV, %)				
<i>Pyrola rotundifolia</i>	225 $\pm$ 8 (11)	149 $\pm$ 5 (10)	76 $\pm$ 3 (13)	37 (13)	15 –	1,9	
<i>Vaccinium minus</i>	154 $\pm$ 3 (6)	32 $\pm$ 2 (15)	122 $\pm$ 3 (8)	25 (20)	15 –	0,3	
<i>Bistorta viviparum</i>	162 $\pm$ 2 (3)	79 $\pm$ 3 (13)	83 $\pm$ 2 (6)	28 (18)	30 –	0,9	
<i>Polemonium acutiflorum</i>	650 $\pm$ 5 (2)	123 $\pm$ 3 (8)	527 $\pm$ 6 (8)	39 (13)	32 (15)	0,2	
<i>Tanacetum bipinnatum</i>	376 $\pm$ 12 (9)	256 $\pm$ 8 (10)	120 $\pm$ 3 (8)	31 –	15 –	2,1	



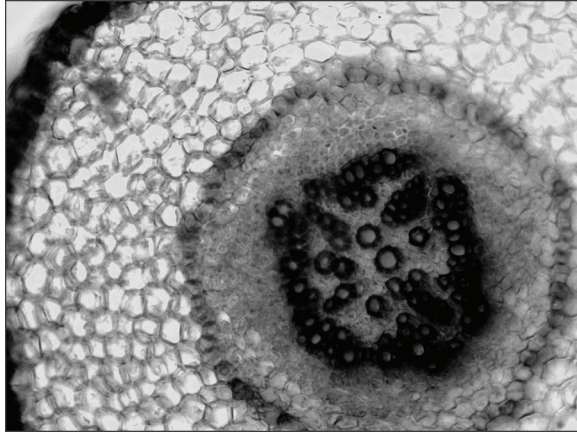


Рис. 5. Поперечный срез корня змеевика живородящего (*Bistorta viviparum*)  $\times 90$

К специфическим анатомическим особенностям корней двудольных, обладающих способностью к вторичному росту, следует отнести характерные гистологические изменения первичной коры, происходящие у ряда видов. Например, в корнях змеевика живородящего (*Bistorta viviparum* (L.) S. F. Gray) после начала деятельности камбия, заложившегося в стеле, происходит суберинизация оболочек клеток коры, которая сохраняется на поверхности корня в форме мощного защитного чехла или футляра (рис. 5). В первичной коре корней грушанки круглолистной (*Pyrola rotundifolia* L.) на поверхности расположены два слоя очень крупных, пузыревидных, золотисто-желтых клеток, содержащих клубки гифов эндотрофной микоризы. У кор-

ней пижмы дваждыперистой (*Tanacetum bipinnatum* (L.) Sch. Bip.) в тундре сохраняется не только первичная кора, но и ризодерма с корневыми волосками.

Наличие специфических анатомических особенностей прослеживается также у безкамбиальных корней трех видов однодольных растений, обитающих в тундре на п-ове Ямал. Это вейник Хольма (*Calamagrostis holmii* Lange), мятлик арктический (*Poa arctica* R. Br.) и ожика мелкоцветковая (*Luzula parviflora* (Ehrh.) Desv.). Структурные признаки корней у данных видов варьируют в тех же узких пределах, что и у видов двудольных. У корней трех названных видов однодольных растений отмечены: небольшая стела с полярной ксилемой (6–8 тяжей), мощная первичная кора, превышающая в 2 раза и более ширину стелы, утолщенные оболочки клеток эндодермы (табл. 3). Из 12 изученных видов наиболее сильное утолщение и одревеснение радиальных и внутренних тангентальных стенок клеток эндодермы отмечено у корней ожики мелкоцветковой (рис. 6).

Выше уже отмечено, что у 10 из 12 изученных видов хорошо развиты разнообразные подземные побеги. Внешне они различаются по многим признакам: длине и толщине междоузлий, направлению роста и расположению в субстрате, характеру ветвления, окраске, консистенции и т. д. Анатомические особенности корневищ или ризомов тундровых видов также разнообразны. Разнообразие анатомического строения корне-

Т а б л и ц а 3

Варьирование размеров топографических зон и отдельных микроструктур у корней ряда видов из класса Liliopsida

Вид	Размер, мкм						Index $r^1/r^2$
	радиуса корня ( $R$ )	радиуса коры ( $r^1$ )	радиуса стелы ( $r^2$ )	клетки коры (max) $M$	сосуда ме-таксилемы (max) $M$	клетки эндодермы (max) $M$	
	$M \pm m$	$M \pm m$	$M \pm m$	(CV, %)	(CV, %)	(CV, %)	
	(CV, %)	(CV, %)	(CV, %)				
<i>Calamagrostis holmii</i>	212 $\pm$ 5 (7)	143 $\pm$ 3 (7)	69 $\pm$ 2 (7)	31 –	31 –	15 –	2,1
<i>Poa arctica</i>	203 $\pm$ 5 (7)	137 $\pm$ 3 (7)	66 $\pm$ 2 (7)	31 –	31 –	17 –	2,1
<i>Luzula parviflora</i>	153 $\pm$ 3 (6)	102 $\pm$ 2 (5)	51 $\pm$ 2 (7)	31 –	28 –	25 –	2,0

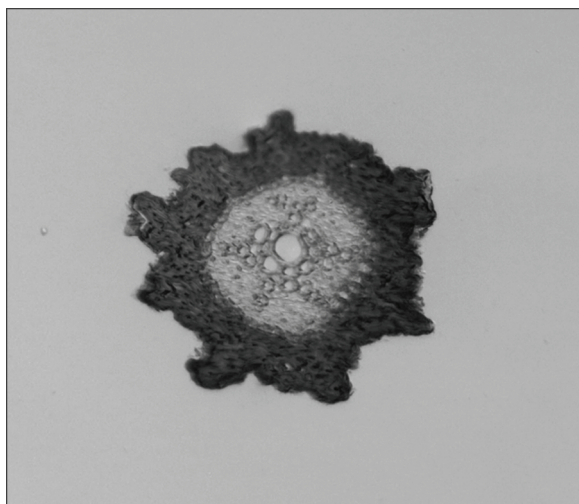


Рис. 6. Поперечный срез корня ожики мелкоцветковой (*Luzula parviflora*) × 90

виц обусловлено, прежде всего, различной топографией проводящих тканей, наличием, как у двудольных, или отсутствием, как у однодольных, вторичного утолщения, присутствием отдельных специфических структур (млечников, склереид и др.), развивающихся в разных топографических зонах подземных побегов. В корневищах у значительной части изученных двудольных растений из прокамбиальных тяжей формируются коллатеральные открытые проводящие пучки. Они расположены по кольцу вокруг сердцевины. Наличие такого пучкового или эустелического типа строения корневищ отмечено нами у видов лютиков, калужницы арктической и змеевика живородящего. У всех анатомических структур корневищ этих видов установлен низкий уровень изменчивости (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

**Варьирование количества и размеров анатомических структур в корневищах с эустелическим (пучковым) типом строения**

Вид	Показатель	Диаметр корневища, мкм	Количество проводящих пучков	Размеры пучка, мкм	
				Высота	Ширина
<i>Ranunculus lanuginosiformis</i>	$M \pm m$	$2048 \pm 7$	$12 \pm 0,4$	$169 \pm 3$	$180 \pm 5$
	CV, %	2,4	10,8	5,9	8,3
<i>Ranunculus lapponicus</i>	$M \pm m$	$1227 \pm 10$	$7,2 \pm 0,1$	$213 \pm 3$	$131 \pm 2$
	CV, %	2,4	4,5	4,7	3,8
<i>Bistorta viviparum</i>	$M \pm m$	$2255 \pm 17$	$25 \pm 0,4$	$177 \pm 5$	$111 \pm 2$
	CV, %	2,2	5,2	8,5	4,5
<i>Luzula parviflora</i>	$M \pm m$	$1078 \pm 7$	$23,8 \pm 0,3$	$60 \pm 2$	$137 \pm 3$
	CV, %	1,8	4,1	8,3	7,3

Т а б л и ц а 5

**Варьирование размеров топографических зон в корневищах с сифонстелическим типом строения**

Вид	Показатель	Диаметр корневища, мкм	Радиальные размеры топографических зон корневища, мкм			
			первичной коры	луба	древесины	сердцевины
<i>Pyrola rotundifolia</i>	$M \pm m$	$1019 \pm 13$	$199 \pm 5$	$48 \pm 2$	$183 \pm 2$	$80 \pm 3$
	CV, %	3,9	5,8	10,5	2,7	12,5
<i>Polemonium acutiflorum</i>	$M \pm m$	$1642 \pm 10$	$169 \pm 5$	$72 \pm 2$	$363 \pm 5$	$216 \pm 5$
	CV, %	1,8	8,8	6,9	4,1	6,9
<i>Tanacetum bipinnatum</i>	$M \pm m$	$1762 \pm 10$	$316 \pm 3$	$103 \pm 3$	$131 \pm 2$	$331 \pm 3$
	CV, %	1,7	3,2	9,6	3,8	3,5
<i>Vaccinium minus</i>	$M \pm m$	$893 \pm 7$	$237 \pm 2$	$63 \pm 2$	$79 \pm 2$	$68 \pm 2$
	CV, %	2,2	6,3	7,9	6,3	7,3

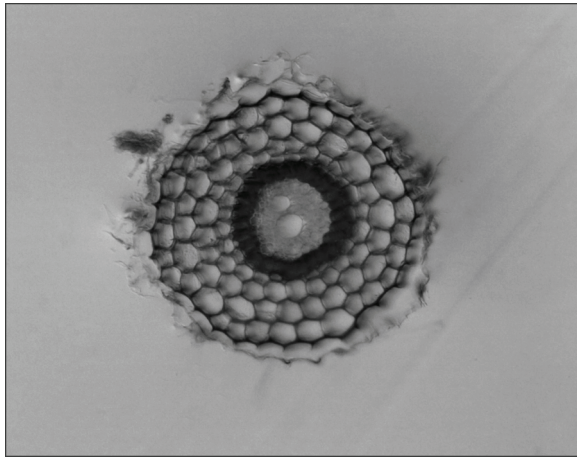


Рис. 7. Поперечный срез корневища ожики мелкоцветковой (*Luzula parviflora*) × 35

Наряду с эустелическим типом строения корневищ у некоторых видов двудольных растений в тундре формируются корневища с иным типом строения. Так, в корневищах грушанки круглолистной, брусники малой, синюхи остролепестной и пижмы дваждыперистой проводящие ткани имеют форму полого цилиндра, окружающего непроводящую сердцевину. Такой тип строения можно определить как сифоностелический или непучковый. Размеры топографических зон у корневищ этого типа варьируют на низком уровне изменчивости (табл. 5).

Обычно для корневищ однодольных характерно диффузное распределение закрытых коллатеральных проводящих пучков по поперечному сечению стелы. Этот тип строения принято называть атактостелическим. Однако в условиях вечной мерзлоты в корневищах однодольных наблюдается модификация этого типа структуры. Она связана с отмиранием поверхностных слоев коры и с образованием мощной склеренхимной обкладки, окружающей закрытые проводящие пучки, тесно сомкнутые друг с другом и расположенные в форме узкого кольца вокруг крупной сердцевины. Подобная модификация атактостелического типа строения корневища отмечена нами у вейника Хольма и ожики мелкоцветковой (рис. 7). Под микроскопом поперечные срезы этих корневищ очень похожи на корневище эустелического типа, наблюдаемое нами у ряда тундровых видов дву-

дольных растений. И те и другие характеризуются низким уровнем изменчивости анатомических структур, как это отмечено выше (см. табл. 4).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

У 12 видов магнолиофитов, принадлежащих к различным таксономическим группам и биоморфам, определены морфолого-анатомические особенности подземных органов. Показано, что в суровых условиях тундры Ямала у травянистых многолетников и кустарничков в подземной сфере формируются разнообразные по внешнему и внутреннему строению корневища и придаточные кладогенные корни. Выявлены комплексы структурных признаков корневищ и корней и установлены три основных анатомических типа строения корневищ: эу-, сифоно- и атактостелический, характерные для представителей разных таксонов. У двух видов однодольных растений обнаружена модификация атактостелического типа строения корневища. Установлен низкий уровень внутривидовой изменчивости микроструктур корней и корневищ. Показано, что анатомические признаки корневищ и корней в силу их устойчивости могут служить надежным критерием для идентификации природы подземных органов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 08-04-01028-а).

## ЛИТЕРАТУРА

1. Шилова Н. В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1988. 212 с.
2. Вихирева-Василькова В. В. Морфолого-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии // Приспособление растений Арктики к условиям среды. М.; Л.: Наука, 1966. С. 126–165.
3. Kytshera-Mitter L., Sobotik M. Wurzelatlas mitteleuropaischer Grunlandpflanzen. Bd. 2. Pteridophyta und Dicotyledoneae (Magnoliopsida). Teil 2: Anatomie. Stuttgart; Jena; New York: Gustav Fischer Verlag, 1992. 261 s.
4. Природа Ямала / колл. авторов. Екатеринбург: УИФ Наука, 1995. 435 с.
5. Тарпис Л. Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2007. 221 с.

6. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Советская наука, 1962. 377 с.
7. Воронин Н. С. Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. М.: Просвещение, 1972. 160 с.
8. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.
9. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1973. 284 с.

## **Morphological and Anatomic Features of the Underground Organs of Angiosperm Perennials Growing Under the Extreme Environmental Conditions**

L. G. TARSHIS<sup>1</sup>, G. I. TARSHIS<sup>1</sup>, L. M. MOROZOVA<sup>2</sup>, S. N. EKTOVA<sup>2</sup>, M. SOBOTIK<sup>3</sup>

<sup>1</sup> *Ural State Pedagogical University  
620102, Ekaterinburg, Kosmonavtov ave., 26  
E-mail: tarshis@etel.ru*

<sup>2</sup> *Institute of Plant and Animal Ecology UrB RAS  
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202a  
E-mail: morozova@ipae.uran.ru*

<sup>3</sup> *Institute of Plant Sociology  
9020, Austria, Klagenfurt, Kemfstrasse 12*

Morphological and anatomic features of underground bodies of 12 species of Magnoliophyta plants growing in the tundra of the Yamal peninsula are revealed. The structural attributes of roots and rhizomes used for their identification and important for understanding of adaptation of species to extreme conditions are determined.

**Key words:** adaptation, anatomic and morphological features, underground organs, roots, rhizomes, Magnoliophyta.