

УДК 581.522.5(571.64)

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ И ДРЕВЕСИНЫ *Spiraea beauverdiana* (ROSACEAE) В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ АРКТИКИ И ПОСТВУЛКАНИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ НА КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ

А. В. Копанина

Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН
693022, Южно-Сахалинск, ул. Науки, 1 Б

E-mail: anna_kopanina@mail.ru

Поступила в редакцию 31.01.2019 г.

Выполнен структурный анализ коры и ряда показателей древесины в онтогенезе спиреи Бовера *Spiraea beauverdiana* Schneid. (сем. Rosaceae Juss.) в условиях поствулканической активности в кальдере вулкана Головнина (о. Кунашир, Курильские о-ва). Установлено, что сочетание экологических факторов в условиях газогидротермальных выходов кальдеры – повышенные температуры в субстрате, высокое содержание в нем различных химических элементов, насыщенность приземного слоя воздуха соединениями серы, ограничения доступности почвенной влаги – вызывает нарушение в деятельности феллогена и камбия. Нестабильная работа этих меристем приводит к формированию в коре и древесине тканей аномального строения, образующих отдельные локусы в стебле, а также тканей, имеющих отклонения от нормального строения на протяжении всего онтогенеза спиреи Бовера. Эти структурные изменения флоэмы и ксилемы связаны с оптимизацией функции проведения водных растворов в стебле. По своим структурно-функциональным особенностям аномалии, сформированные во вторичной флоэме и ксилеме, обладают сходством с аномалией, вызванной синдромом ямчатости стебля. Проведен сравнительный анализ адаптивных черт вторичной ксилемы спиреи Бовера в экстремальных условиях поствулканической активности в кальдере и в Арктике. Выявлены общность и определенная специфичность структурной реакции вторичной ксилемы в этих условиях. В древесине спиреи Бовера сохраняются ювенильные черты на протяжении всего онтогенеза, присутствуют одиночные и сгруппированные сосуды в пределах одного годичного прироста, при этом больше сгруппированных сосудов, присутствуют узкие лучи, чаще гомогенно-палисадные, и широкие лучи – смешанно-гетерогенные и гетерогенные. Выявленные особенности имеют адаптивный характер и направлены на оптимизацию водопроводящей системы.

Ключевые слова: спирея Бовера, феллема, вторичная флоэма, арктические кустарники, аномальная древесина, вулканизм.

DOI: 10.15372/SJFS20190307

ВВЕДЕНИЕ

Изучение структурных особенностей различных тканевых комплексов стебля древесных растений, в том числе водопроводящих, в условиях высокой напряженности факторов среды представляет особый интерес. Произрастание древесных растений в условиях лимитирования температуры, доступности почвенной влаги или высокого содержания токсичных веществ в почве и приземном слое воздуха приводит к изме-

нению физиологических процессов, регулирующих рост и развитие. Эти изменения находят отражение в структурных преобразованиях тканей стебля и структурной организации всего тела растения – его габитуса. В экстремальных условиях обитания, когда экологические факторы находятся в высокой степени напряженности, обменные процессы в теле растения и вся водопроводящая система – ткани ксилемы и флоэмы – существенно изменяются. Такие условия складываются на северных пределах ареала,

в условиях высокогорий, в зонах естественного выхода различных веществ на земную поверхность (открытых месторождениях, выходах нефти и природного газа, газогидротермальных вулканических выходах, изверженного ювенильного материала) или в районах антропогенного загрязнения токсичными веществами. Перечисленные факторы среды или их сочетания нередко приводят к нарушениям в деятельности камбия, в результате чего формируются аномальные древесина и флоэма. Следует отметить, что исследования многообразия аномалий древесины, в том числе декоративной, представлены в современной литературе в сотнях публикаций, в то время как вопросы изучения аномалий тканей коры во многом не раскрыты. В этом плане особый интерес представляют исследования, проводимые учеными Карельского научного центра РАН под руководством Л. Л. Новицкой (2008). Изучение механизмов формирования тканей ствола (вторичной ксилемы и флоэмы) проводится исследовательским коллективом у некоторых деревьев умеренной зоны, в том числе у березы повислой *Betula pendula* Roth. Благодаря наличию у березы повислой форм, резко различающихся по текстуре древесины, а именно *Betula pendula* var. *pendula* с прямослойной и *Betula pendula* var. *carelica* с узорчатой свилеватой древесиной, она является уникальным исследовательским объектом (Новицкая, 2008; Tarelkina et al., 2018). Эти работы крайне важны для понимания причин и механизмов формирования структурных аномалий и отклонений от нормального развития тканей коры и древесины. Общие закономерности структурной организации аномалий у древесных растений выявлены В. В. Коровиным (1987) и дополнены в работе (Коровин и др., 2003). Они определили, что неспецифические аномалии древесины порождаются широким спектром денормализующих факторов среды, воздействующих на систему регуляции тела древесного растения и тем самым нарушающих деятельность меристем. Неспецифические нарушения выражаются в ослаблении или полном снятии коррелятивных связей между частями растения в процессе роста, что приводит к потере метамерности, радиальной симметрии и в итоге – к структурной деградации, которая проявляется в формировании шароподобных структур (Коровин и др., 2003).

Данная работа является продолжением наших исследований структурной организации тканей стебля кустарника спиреи Бовера *Spiraea beauverdiana* Schneid. (сем. Rosaceae Juss.) в

экстремальных условиях газогидротермальных полей вулканических ландшафтов Курильских островов и п-ова Камчатка. Первые результаты в этом направлении опубликованы в работах (Вацерионова, Копанина, 2016; Копанина и др., 2017). Исследование направлено на сравнительное изучение особенностей структурной организации стебля (тканей коры и древесины) спиреи Бовера в стрессовых природных условиях: в Северной Корее – на северном пределе ареала вида (Чавчавадзе, Сизоненко, 2002) и на газогидротермальных полях кальдеры вулкана Головнина на о. Кунашир. В этих контрастных условиях спирея Бовера произрастает в виде плотного, сильно ветвящегося кустарничка. Трансформация ее биоморфы (формы роста «plant growth form») из кустарника в кустарничек свидетельствует о напряженности экологических факторов исследуемых местообитаний. Сходство биоморфологических особенностей спиреи Бовера в условиях Кореи и кальдеры активного вулкана Головнина позволило нам предпринять сравнительное исследование ее древесины.

Структурные преобразования тканей стебля кустарничков в экстремальных условиях арктических широт представляют собой, прежде всего, неравномерный рост по оси стебля, эксцентричность, экстремально узкие и неравномерные годовые приросты древесины, образование тензорной древесины в качестве дополнительного средства для компенсации механической нестабильности (Чавчавадзе, Сизоненко, 2002; Schweingruber et al., 2013). Сходные структурные особенности отмечены нами у спиреи Бовера, произрастающей в условиях вулканической активности (Копанина и др., 2017).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Спирея Бовера – кустарник с опушенными или голыми побегами, листья ее простые от почти округлых до продолговато-эллиптических на коротких черешках, с равномерно мелкогородчатым или двоякопильчатым краем, часто опушенные снизу по жилкам, мелкие цветки с белыми венчиками собраны в щитковидные соцветия, плоды – опушенные листовки (Якубов и др., 1996). Вид широко распространен в Сибири, на Дальнем Востоке, в том числе на Сахалине и Курильских островах, а также в Китае и Японии. Северная граница ареала спиреи Бовера проходит в арктических широтах. В зависимости от экологических условий этому виду свойственны

две жизненные формы: летнезеленый кустарник (до 1 м высотой) и летнезеленый кустарничек (Бездедев, Безделева, 2006). Спирея Бовера произрастает в горных лесах и редколесьях, в стланиковых зарослях, на скалах и каменистых склонах и осыпях, в кустарниковых тундрах и разнотравных лугах, в том числе высокогорных, а также по окраинам болот (Якубов и др., 1996).

Отбор и прижизненная фиксация образцов разновозрастных стеблей и стволиков спиреи Бовера для анатомического анализа выполнены нами в первую декаду октября 2007 г. на Центральном Восточном сольфатарном поле у подножия южного склона Центрального Восточного купола (северный участок берега кальдерного оз. Кипящего) в кальдере вулкана Головнина на о. Кунашир (43°51'45.91" с. ш., 145°30'8.07" в. д.; государственный природный заповедник «Курильский») (Кальдера..., 2019).

Сольфатарное поле, на котором расположены газовые выходы и прибрежные газогидротермальные источники, лишено растительности. Наиболее близко, на расстоянии 10–15 м от очагов сольфатар, расположенных вдоль берега термального оз. Кипящего, среди каменистого склона вулкана встречаются рыхлые куртины рейнутрии сахалинской *Reynoutria sachalinensis* (Fr. Schmidt) Nakai и очень компактные кусты высотой не более 10–15 см спиреи Бовера, багульника подбела *Ledum hypoleucum* Kom. и шикши сибирской *Empetrum sibiricum* V. Vassil. В этих условиях спирея Бовера представлена биоморфой «кустарничек». Температура газов в очагах сольфатар достигает 90–100 °С (Жарков, 2014). Гидротермы содержат сравнительно повышенные концентрации микроэлементов – Pb–Cd и Rb–As. В газовом составе термальных источников преобладают CO₂ и H₂S (в сумме 55 %), 42 % приходится на азот и редкие газы. На сольфатарных полях состав газов следующий, %: CO₂ – 52, H₂S – 45 (Газогидротермы..., 2013).

Надземные побеги спиреи Бовера в условиях Арктики собраны Е. В. Чавчавадзе в Северной Корее в верховьях р. Длинной на пониженных участках надпойменной террасы 18 июля 1988 г. Возраст побегов 5–7 лет. Методика структурного анализа вторичной ксилемы спиреи Бовера в условиях Арктики представлена в работе (Чавчавадзе, Сизоненко, 2002).

Образцы спиреи Бовера в условиях кальдеры вулкана Головнина отбирали от трех особей единообразно: фрагменты стеблей 1–4 лет и стволиков 5–8, 11–15, 25–27 лет. Однолетние и молодые стебли исследовали во втором междуозлии.

В каждом возрасте или возрастной группе отбирали 5–10 стеблей от трех особей. Возраст молодых стеблей определяли сначала морфологически по границам годичных приростов побегов – почечным кольцам, а затем уточняли по числу годичных приростов вторичной ксилемы. Возраст стволиков определяли только по числу годичных приростов вторичной ксилемы. Все образцы стеблей и стволиков фиксировали в день сбора в смеси этилового спирта (96 %) и глицерина в соотношении 3 : 1, в этом фиксаторе их выдерживали не менее 2 мес. Изготовление поперечных, радиальных и тангентальных микросрезов толщиной 5–15 мкм выполняли на санном микротоме HM 430c с устройством быстрой заморозки (Thermo Scientific, США). Окрашивание микросрезов производили регрессивным методом (Прозина, 1960; Барыкина и др., 2004) с использованием сафранина и нильского синего. Отмывку микросрезов осуществляли в растворах этилового спирта возрастающих концентраций, а завершающее обезвоживание и осветление проводили карболксилолом и ксилолом. Постоянные препараты изготавливали с использованием синтетических заливающих сред и канадского бальзама. В целях проводимого исследования выполнено более 300 микросрезов поперечной и продольной (радиальной и тангентальной) ориентации. Аналитическое исследование тканей коры проведено методами световой микроскопии на Axio Scope. A1 (Carl Zeiss, Германия). Компьютерная обработка изображений микросрезов для измерения анатомических параметров и получения микрофотографий осуществлена с использованием программного обеспечения ZEN 2 Carl Zeiss. Анатомические описания даны с использованием терминологии, рекомендованной The International Association of Wood Anatomists – IAWA для коры древесных растений (Angyalossy et al., 2016) и древесины (IAWA..., 1989).

Сравнительно-экологическое исследование коры проведено нами для широкого перечня структурных показателей, относящихся к разным функциональным группам (водопроводящей, покровной, секреторной, депонирующей/запасующей, механической, метаболической). Проанализированы количественные показатели тканей коры одно- и многолетних стеблей спиреи Бовера. Выбор показателей древесины сделан в соответствии с работой (Чавчавадзе, Сизоненко, 2002). В каждом возрасте для каждого параметра измерения выполняли в 30-кратной повторности на образцах для каждой ото-

бранной особи. Затем эти значения усредняли и для каждого возраста получали одну выборку (из 90 измерений), которую статистически анализировали. При анализе параметров тканей и клеток в каждой возрастной группе рассчитаны выборочное среднее, максимальное и минимальное значения, коэффициент вариации, стандартное квадратичное отклонение, границы математического ожидания (для доверительной вероятности 95 %). Для построения временных трендов – закономерностей изменения показателей с возрастом растений – применялся регрессионный анализ по методу наименьших квадратов. Статистический анализ выполнен по работе (Минько, 2004) с помощью пакета статистического анализа в MS Excel.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Стебель спиреи Бовера из кальдеры вулкана Головнина в поперечном сечении имеет 4–5 граней. Центральный цилиндр формируется на основе прокамбиального кольца. Тканевый состав коры существенно изменяется в течение первого вегетационного сезона за счет раннего заложения феллогена в глубоких слоях коры и последующего отмирания первичных тканей. В связи с этим принципиальным является срок сбора однолетнего стебля для структурного анализа. В работе (Лотова, Тимонин, 2005) структура однолетнего стебля описана при наличии живых первичных тканей, в том числе внутреннего слоя основной паренхимы кортекса – эндодермы. Нами определено, что в конце первого вегетационного сезона ткани коры, расположенные снаружи от перидермы, почти полностью отмирают и деформируются, но не слущиваются. Эндодерма также, вероятно, деформируется после суберинизации феллемы. Для однозначной интерпретации этого слоя клеток как части кортекса или как внешнего слоя феллемы необходимы дополнительные исследования, включающие последовательные сборы образцов в период формирования однолетнего стебля. В условиях кальдеры в конце вегетационного сезона в направлении от периферии к центру в стебле спиреи Бовера располагаются следующие ткани: деформированная эпидерма; деформированный кортекс, включающий колленхиму, основную паренхиму и эндодерму; перидерма с 2-слойной феллемой; протофлоэма, протофлоэмные волокна и склереиды; метафлоэма и вторичная флоэма, камбий, вторичная ксилема, первичная ксилема, сердцевина (рис. 1, 1, 2).

В стебле спиреи Бовера во всех возрастных состояниях выявлены структурные отклонения от нормального роста и зоны неспецифического аномального строения тканей коры и древесины (Вацерионова, Копанина, 2016; Копанина и др., 2017; Вацерионова и др., 2018; Копанина, 2018). Эти зоны чередуются в стебле с участками «типичного строения» и отчетливо различимы уже в конце первого вегетационного сезона (рис. 1, 1–4). Формирование этих зон связано с нарушением в деятельности латеральных меристем стебля – феллогена и камбия. Вероятно, функциональная активность этих меристем в условиях кальдеры носит прерывистый характер в течение вегетационного сезона в стеблях разного возраста.

В результате образуются локальные более или менее округлые (как на поперечном, так и на продольных срезах) образования в коре, а именно в перидерме или в более глубоких слоях – во вторичной флоэме и древесине. Эти образования характеризуются склерификацией и дилатацией паренхимы, а также большим числом слоев отдельных тканей.

Развитие зон аномального строения стебля спиреи Бовера в ходе онтогенеза происходит наиболее интенсивно в молодом возрасте (3–5 лет), достигая максимальных значений в скелетных осях к 8 годам (рис. 2, 3).

В молодых стеблях наибольшее развитие приобретают зоны аномального строения перидермы, которые характеризуются мощными слоями феллемы и феллодермы, активной склерификацией феллодермы, в результате чего формируются брахисклереиды.

Во флоэмной паренхиме образуются различные по форме склереиды, которые совместно со склерифицированными клетками феллодермы образуют склереидные группы и кластеры, диффузно размещенные в коре (см. рис. 1, 7 и 2, 1, 3, 4). Аномальный феллоген повторно может закладываться с 3–4 лет в аномальной феллодерме, а с 5 лет – во внешних слоях непроводящей флоэмы, что приводит к локальному формированию ритидома уже в 5 лет.

С возрастом в стебле увеличивается доля участков с аномальными вторичными флоэмой и ксилемой. В этих зонах на поперечном срезе формируются так называемые «провалы» камбия в древесину за счет значительной дилатации и склерификации флоэмной лучевой и в меньшей степени аксиальной паренхимы (см. рис. 2, 2, 5, 6). Крупные склереидные группы включают разнообразные по форме брахискле-

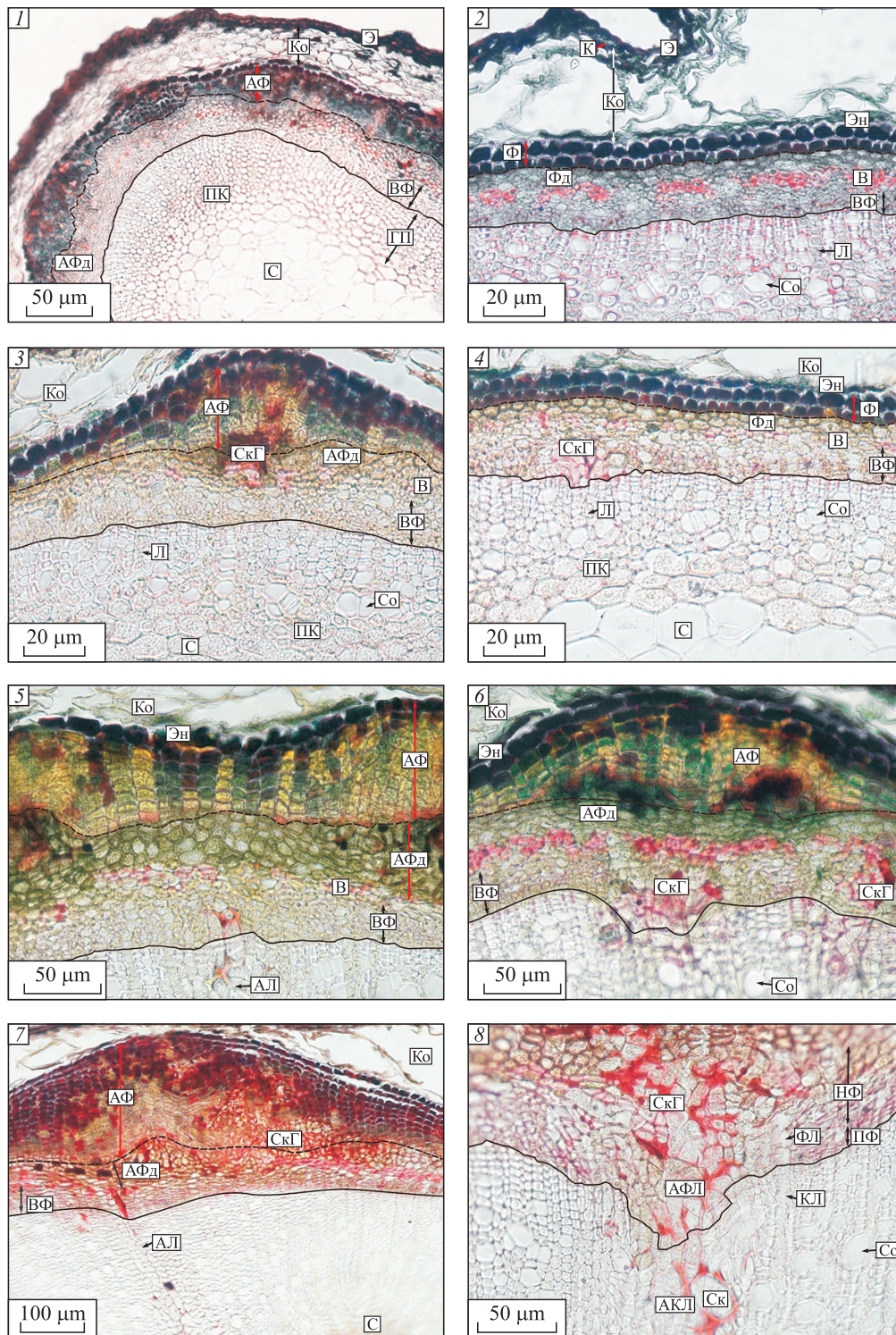


Рис. 1. Структура молодых стеблей спиреи Бовера из кальдеры вулкана Головнина (поперечные срезы). 1 – однолетний стебель; 2 – кора и древесина однолетнего стебля; 3 – anomальная перидерма в однолетнем стебле; 4 – anomальная флоэма в однолетнем стебле; 5 – кора двулетнего стебля с anomальными участками; 6 – anomalies в коре и древесине в двулетнем стебле; 7 – кора и древесина с anomalies в стебле 4–5 лет; 8 – anomalies флоэмы и ксилемы в стебле 4–5 лет. АКЛ – anomальный ксилемный луч; АЛ – anomальный луч; АФ – anomальная феллема; АФд – anomальная феллодерма; АФЛ – anomальный флоэмный луч; В – первичные (протофлоэмные) волокна; ВФ – вторичная флоэма; ГП – годичный прирост ксилемы; К – колленхима; Ко – кортекс; КЛ – ксилемный луч; Л – луч; НФ – непроводящая флоэма; ПК – первичная ксилема; ПФ – проводящая флоэма; Скг – склеридные группы; Ск – склереида; С – сердцевина; Со – членик сосуда; Ф – феллема; Фд – феллодерма; ФЛ – флоэмный луч; Э – эпидерма; Эн – деформированная эндодерма. Сплошной черной линией обозначен камбий, пунктирной – феллоген.

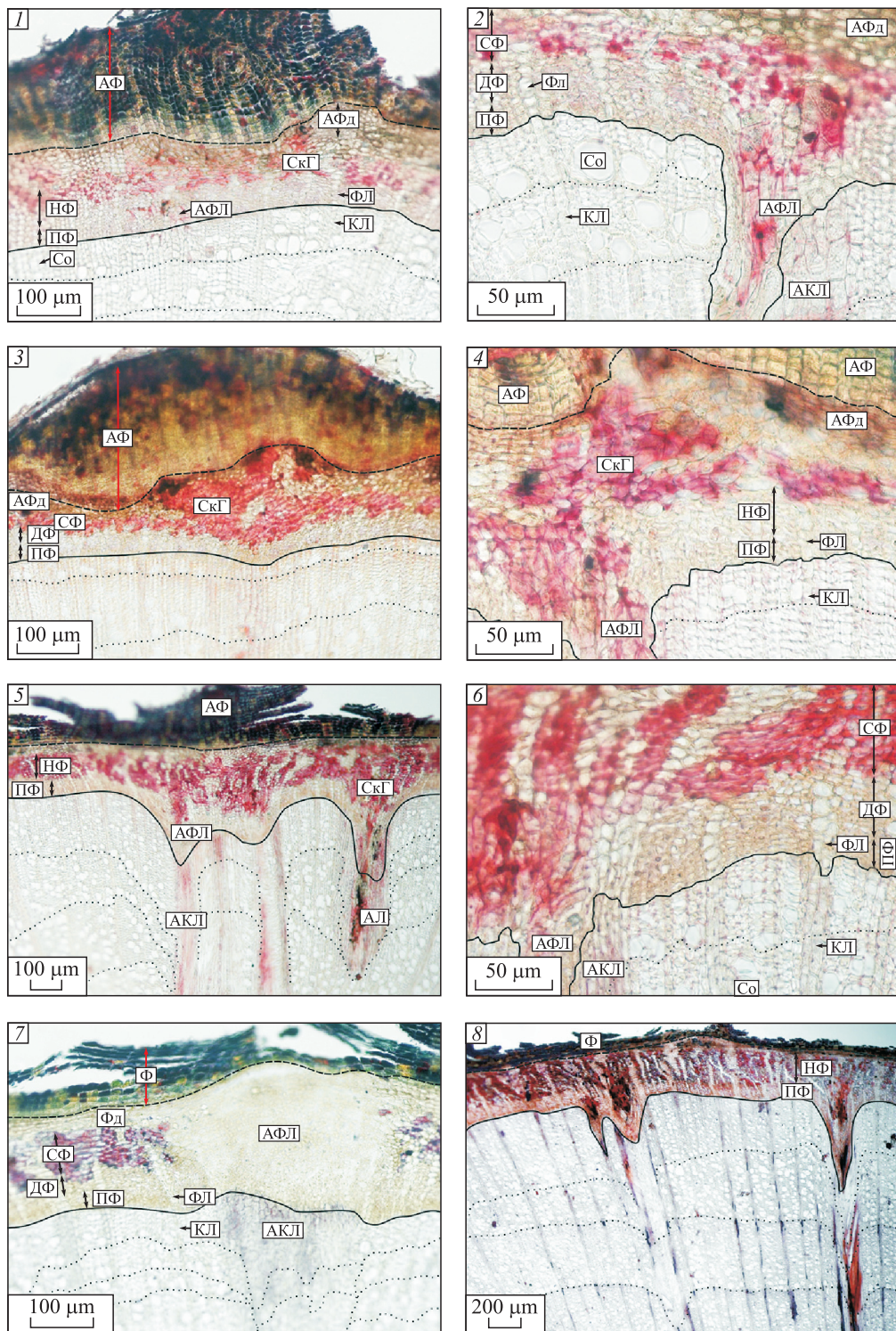


Рис. 2. Структура скелетных стеблей и стволиков спиреи Бовера из кальдеры вулкана Головинна (поперечные срезы). 1 – стебель 5–6 лет; 2 – внутренняя часть коры и древесина стебля 5–6 лет; 3 – стебель 7–8 лет; 4 – внутренняя часть коры и древесина стебля 7–8 лет; 5 – стебель 11–12 лет; 6 – внутренняя часть коры и древесина стебля 11–12 лет; 7 – стебель 13–15 лет; 8 – стебель 26–27 лет. ДФ – дилатированная непроводящая флоэма, СФ – склерифицированная непроводящая флоэма. Остальные условные обозначения см. рис. 1. Сплошной черной линией обозначен камбий, пунктирной – феллоген, точечной – границы годичных приростов древесины.

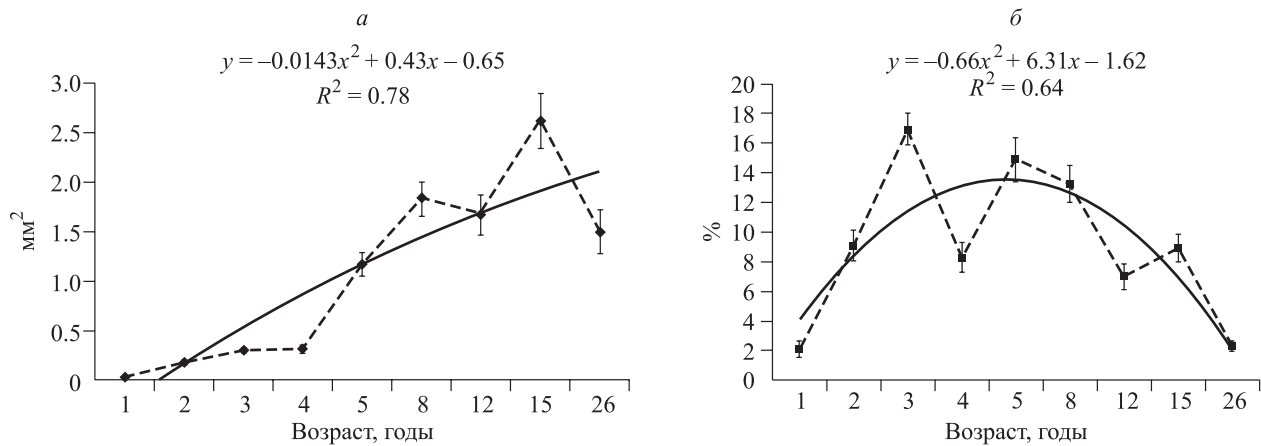


Рис. 3. Развитие тканей аномального строения в онтогенезе стебля спиреи Бовера из кальдеры вулкана Головнина: *а* – площадь аномальных тканей на поперечном срезе стебля; *б* – доля площади аномальных тканей на поперечном срезе стебля (от общей площади поперечного сечения стебля).

реиды и волокнистые склереиды. Флоэмные и ксилемные лучи в аномальных участках гетерогенные и значительно дилатированные. Очень часто в стеблях старше 5 лет встречаются аномальные широкие агрегатные лучи, формирующиеся за счет сближения узких лучей, между которыми располагаются волокнистые элементы и значительно дилатированная аксиальная паренхима. В этих участках происходит интенсивная склерификация и образуются разнообразные по форме склереиды (см рис. 2, 5–8).

Общими чертами в строении аномалий, которые прослеживаются на протяжении всего онтогенеза коры и древесины спиреи Бовера, являются шаровидная форма аномального тела, свилеватость волокнистых элементов, повышенная паренхиматизация и склерификация, снижение удельного объема проводящих элементов флоэмы и ксилемы. Описанные структурные особенности аномалий спиреи Бовера обладают принципиальными чертами, свойственными неспецифическим аномалиям, которые выявлены у многих древесных растений (Коровин и др., 2003).

Анализ радиальных годичных приростов вторичной ксилемы скелетных осей спиреи Бовера дал возможность оценить возраст, при котором происходит погружение стволика в субстрат. Это важный этап в онтоморфогенезе кустарничка в экстремальных условиях кальдеры, так как способствует сохранности пула спящих почек возобновления и защите стволиков от агрессивных парогазовых выбросов газогидротерм. Изменения строения коры были сопоставлены с возрастом стволика, определенным по годичным приростам ксилемы, что позволило установить время погружения в почву. Индика-

торный структурный признак перехода стебля в почву – тотальное (по всему объему меристемного цилиндра в коре) заложение повторного феллогена. Это происходит в стеблях 11–12 лет. Отслаивающаяся внешняя феллема захватывает коровые участки с аномалиями. В связи с этим удельная площадь тканей стебля с аномальным строением сокращается к 12–14 годам почти в 2 раза. Зоны аномального строения в этом возрасте локализованы преимущественно во вторичной флоэме и ксилеме (рис. 3, *а*, *б*).

В указанных аномалиях искажается ориентация сосудов и волокнистых элементов. В подземном стволике 13–15 лет удельная площадь аномального строения сохраняется на уровне 7–9%. В аномалиях этого возраста преобладают широкие (25–35-рядные) агрегатные флоэмные и ксилемные лучи. В возрасте 26 и 30–35 лет аномалии в стволике представлены только во флоэме и древесине, в перидерме они полностью отсутствуют. Это свидетельствует о нормализации деятельности феллогена после погружения скелетных осей в субстрат. При этом нарушения в работе камбия остаются.

Выявленные структурные особенности в коре и древесине спиреи Бовера в условиях кальдеры вулкана Головнина позволяют говорить о некотором сходстве зон аномального строения с аномалией древесины, связанной с синдромом ямчатости стебля (*stem pitting*), которая встречается у многих деревьев, в том числе у карельской березы. Ямчатость стебля может быть вызвана как биотическими факторами – заражением некоторыми вирусами и вирусоподобными частицами, так и определенным сочетанием абиотических факторов (Новицкая, 2008). Специфическая комбинация экологических факторов –

Структурные признаки дефинитивной ксилемы спиреи Бовера в различных экологических условиях

Показатель и единицы измерения	В Арктике (Чавчавадзе, Сизоненко, 2002)				В условиях газогидротермальных выходов кальдеры вулкана Головнина на о. Кунашир			
	X_{\min}	X_{\max}	X_{sp}	V	X_{\min}	X_{\max}	X_{sp}	V
Ширина годичного кольца, мкм	77.0	451.0	240.0	0.28	34.3	144.8	48.4–199.9	0.09–0.19
Удельный объем сосудов, %:								
общий	18.0	43.0	32.8	0.18	0.0	56.0	18.1–34.9	0.23–0.90
одиночных	4.0	12.0	9.4	0.19	0.0	37.8	8.5–13.2	0.67–1.31
сгруппированных	10.0	32.0	23.6	0.20	0.0	44.9	5.5–26.4	0.50–1.83
Общий удельный объем лучей, %	18.0	30	24.4	0.11	7.3	52.9	20.1–30.3	0.28–0.38
Тангентальный диаметр просветов сосудов, мкм:								
одиночных	11.0	27.0	18.5	0.23	8.5	25.5	13.8–17.1	0.21–0.80
сгруппированных	11.0	22.0	13.6	0.22	15.0	41.2	21.1–26.7	0.14–1.19
Радиальный размер просветов сосудов, мкм:								
одиночных	11.0	50.0	27.1	0.34	10.0	26.1	15.8–19.8	0.19–1.06
сгруппированных	11.0	50.0	26.8	0.35	11.7	37.3	17.4–23.0	0.17–1.28
Диаметр волокнистых элементов, мкм:								
тангентальный	5.5	11.0	7.7	0.29	4.2	10.6	5.7–7.3	0.12–0.20
радиальный	5.5	11.0	7.1	0.25	4.0	10.3	6.1–7.4	0.17–0.20
Число лучей на 1 мм:								
всего	27.0	32.0	28.8	0.37	13.0	29.0	18.3–24.4	0.11–0.19
однорядных	22.0	27.0	23.8	0.45	6.0	24.0	11.3–16.2	0.18–0.31
Толщина клеточных оболочек волокнистых элементов, мкм	2.0	2.3	2.1	0.32	0.9	4.6	1.5–3.0	0.22–0.30

Примечание. В условиях газогидротермальных выходов кальдеры вулкана Головнина приведены диапазоны средних значений и коэффициента вариации для стеблей возрастных групп 5–7 и 25–27 лет. X_{\min} – минимальное значение, X_{\max} – максимальное значение, X_{sp} – среднее арифметическое, V – коэффициент вариации.

света, температуры, влажности и плодородия почвы – приводит к формированию у березы повислой var. *carelica* аномалий, структурно выражающихся в образовании аномальных лучей. Эти лучи во вторичной флоэме формируют выступ с крупными склереидными группами, а в древесине образуют «ямку», по форме и размерам соответствующую коровому выступу (Новицкая, 2008). Мы полагаем, что сочетание экологических факторов в условиях газогидротермальных выходов кальдеры вулкана Головнина на о. Кунашир – повышенной температуры в субстрате, высокого содержания в нем различных химических элементов, насыщенности приземного слоя воздуха соединениями серы, ограничения доступности почвенной влаги – вызывает нарушения в работе вторичных меристем у спиреи Бовера – камбия и феллогена. Нестабильная работа этих меристем приводит к формированию тканей аномального строения, образующих отдельные локусы в стебле, а также тканей, имеющих отклонения от нормального строения, которые связаны с оптимизацией

функции проведения водных растворов в стебле. Высказанное предположение нуждается в более детальной проверке и проведении дополнительных исследований спиреи Бовера на других вулканах Курило-Камчатского региона.

Сравнительный анализ вторичной ксилемы на протяжении онтоморфогенеза проведен нами для образцов в условиях кальдеры вулкана Головнина и образцов из Арктики, описанных Е. С. Чавчавадзе и О. Ю. Сизоненко (2002). Выполнить этот анализ нам удалось благодаря довольно подробному исследованию Е. В. Чавчавадзе и О. Ю. Сизоненко (2002) ювенильной и дефинитивной ксилемы спиреи Бовера в экстремальных условиях Северной Корякии. Е. С. Чавчавадзе и О. Ю. Сизоненко (2002) проанализировали строение вторичной ксилемы спиреи Бовера в возрасте от 1 до 5–7 лет. Показатели дефинитивной ксилемы изучены в надземных стволиках в возрасте 5–7 лет (см. таблицу).

Нами охарактеризованы ключевые показатели ювенильной ксилемы однолетнего и молодых стеблей, а также дефинитивной ксилемы в

возрастном диапазоне от 5 до 25–27 лет. В условиях кальдеры вулкана Головнина у спиреи Бовера закладываются очень узкие годичные слои прироста вторичной ксилемы, т. е. меньше в 2 раза и более в сравнении с условиями Арктики (см. таблицу). При этом коэффициент вариации этого признака также меньше, следовательно, он более стабилен в условиях кальдеры. Кроме того, в условиях кальдеры границы годичных слоев прироста древесины нечеткие на протяжении всего онтогенеза, что особенно проявляется в аномальных зонах (см. рис. 2, 5, 8). Годичные приросты разных лет содержат большой объем волокнистых элементов и меньший объем сосудов. Такая структура годичного кольца спиреи Бовера («позднего типа») характерна не только для первого года жизни, но и для молодых и большего возраста стеблей. Удельный объем волокнистых элементов древесины достигает наибольших значений в молодых стеблях (2–4 года). С погружением в почву крупных скелетных осей этот показатель существенно уменьшается.

В условиях кальдеры ювенильные черты в строении древесины сохраняются на протяжении всего онтогенеза. С первого годичного прироста и до 3–4 лет древесина рассеянно-сосудистая, а в возрасте 4–5 лет впервые появляются черты полукольцесосудистости древесины. Но в последующие годы эта тенденция не закрепляется. В отдельные годы годичный прирост целиком или фрагментарно может быть представлен полукольцесосудистой древесиной. В подземных стволиках 22–35 лет отчетливо выражена полукольцесосудистость древесины. Вероятно, становление этого признака связано именно с погружением в более стабильную подземную среду.

В условиях кальдеры у спиреи Бовера дефинитивная вторичная ксилема характеризуется сочетанием одиночных и сгруппированных сосудов с количественным перевесом сгруппированных. Это соотношение одиночных и сгруппированных сосудов достигается только в возрасте 25–27 лет, а в стволиках 5–7 лет доля сосудов во вторичной ксилеме незначительна и преобладают одиночные сосуды. В то время как для большинства кустарничков Арктики характерно преобладание сгруппированных сосудов уже в возрасте 5–7 лет. В условиях кальдеры вторичная ксилема, в том числе в годичных приростах «позднего типа», характеризуется малыми диаметрами сосудов. Одиночные сосуды еще более мелкие, чем в условиях Арктики. Различия ка-

саются также формы одиночных и сгруппированных сосудов. В условиях кальдеры сосуды более округлые, в условиях Арктики их поперечные сечения вытянуты в радиальном направлении (см. таблицу).

В возрасте 5–7 лет вторичная ксилема у спиреи Бовера обеднена лучевой паренхимой. При этом в условиях кальдеры даже у высоковозрастной спиреи число лучей меньше, чем в арктических широтах. Однорядные лучи преобладают в древесине из анализируемых экстремальных местообитаний. Исключение составляют зоны аномального строения, в которых присутствуют широкие агрегатные гетерогенные лучи. В условиях кальдеры в стволиках 7–27 лет остается меньшее число однорядных лучей по сравнению с арктическими широтами (см. таблицу). В условиях кальдеры на протяжении всего онтогенеза сохраняется гетерогенность лучей, в которых преобладают лежащие клетки. В аномалиях часто встречаются изодиаметрические лучевые клетки. В условиях Арктики признак, отражающий направление специализации лучевой паренхимы, имеет следующий структурно-морфологический ряд: лучи гетерогенно-палисадные со ступенчатым контуром и преимущественно однорядные (ювенильная ксилема) → гомогенно-палисадные, преимущественно многорядные (дефинитивная ксилема).

Вторичная ксилема спиреи Бовера в условиях кальдеры вулкана Головнина характеризуется целым комплексом специфических черт, которые во многом сходны с таковыми в условиях Арктики. Прежде всего, это формирование очень узких и ложных (аномальных) слоев прироста, часто с неясной границей. Е. В. Чавчавадзе и О. Ю. Сизоненко (2002) подчеркивают, что в экстремальных условиях Арктики заложение очень узких и аномальных годичных слоев прироста обусловлено периодичностью работы камбия во время короткого вегетационного сезона, низкими температурами, наличием вечной мерзлоты и бедностью почв. Мы согласны с авторами и полагаем, что заложение экстремально узких годичных приростов вторичной ксилемы и формирование аномальных структур связаны с нерегулярной, прерывистой работой камбия в условиях газогидротермальной активности в кальдере. Очевидно, что эти условия оказывают еще более значительное денормализующее воздействие на работу камбия.

Формирование вторичной ксилемы с преобладанием волокнистых элементов и мелкопросветных сосудов у спиреи Бовера в усло-

виях кальдеры является также специфической чертой. У многих кустарничков и кустарников Арктики эта особенность выявлена только для ювенильной ксилемы, когда первое годичное кольцо имеет структуру «позднего типа». Но у спиреи Бовера в условиях Арктики эта черта не выявлена (Чавчавадзе, Сизоненко, 2002). Нестабильность признаков дефинитивной ксилемы у спиреи Бовера в условиях кальдеры имеет место на протяжении всего онтогенеза. Только погружение скелетных осей кустарничка в субстрат – более стабильную среду – определяет становление ряда признаков: полукольцесосудистость древесины, ясные границы годичных приростов, изменения очертаний и увеличение размера просветов сосудов. В условиях Арктики у стволиков 5–7 лет спиреи Бовера в направлении от сердцевины границы годичных колец становятся отчетливее, в этом же направлении меняются очертания и величина просветов сосудов – от угловатых к более крупным округлым, формирование полукольцесосудистой древесины происходит уже в 2–4 года. Мы полагаем, что выявленные у спиреи Бовера особенности структурной организации вторичной ксилемы имеют адаптивный характер и направлены на оптимизацию водопроводящей системы в экстремальных условиях сольфатарных полей кальдеры вулкана.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование структуры тканей коры и вторичной ксилемы спиреи Бовера в условиях газогидротермальных выходов кальдеры вулкана Головнина на о. Кунашир позволило выявить ряд особенностей, характеризующих реакцию покровных, водопроводящих, запасующих тканей на экстремальные условия произрастания. Изученные аномалии в коре и древесине спиреи Бовера формируются в результате нарушения работы вторичных меристем – камбия и феллогена. По своим структурно-функциональным особенностям аномалии, сформированные во вторичной флоэме и ксилеме, обладают сходством с аномалией, вызванной синдромом ямчатости стебля.

Выявлены общность и специфичность структурной реакции вторичной ксилемы спиреи Бовера в экстремальных условиях арктических широт Северной Корякии и газогидротермальных выходов кальдеры вулкана Головнина на о. Кунашир. Установлены общие черты в строении вторичной ксилемы в онтогенезе спиреи Бовера

в исследуемых экстремальных условиях: чрезвычайно узкие годичные приросты древесины (в особенности у надземных стволиков); эксцентричность; сохранение ювенильных черт на протяжении всего онтогенеза; сочетание одиночных и сгруппированных сосудов с количественным перевесом более специализированных (сгруппированных); сочетание узких и широких лучей, при этом первые могут быть гомогенно-палисадными, вторые – смешанно-гетерогенными и гетерогенными.

Проведенные исследования позволяют предположить, что выявленные аномалии, структурные перестройки коры и вторичной ксилемы спиреи Бовера – результат адаптации к экстремальным условиям газогидротермальных полей вулканических ландшафтов.

Для подтверждения универсальности описанной структурной реакции тканей коры и древесины спиреи Бовера на комплекс экологических факторов газогидротермальных вулканических выходов требуются дальнейшие исследования, которые необходимо провести для этого вида в условиях других активных вулканов Курильских островов и п-ова Камчатки. Кроме этого, необходимо более детально охарактеризовать строение тканей стебля в различных экологических условиях, не связанных с поствулканической активностью, на северном и высотном пределе распространения.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 15-04-04774) и в рамках государственного задания ИМГиГ ДВО РАН. Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам лаборатории экологии растений и геоэкологии канд. биол. наук И. И. Власовой и Е. О. Вацерионовой за помощь в лабораторной обработке материалов исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.: МГУ, 2004. 312 с.
- Безделев А. Б., Безделева Т. А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2006. 296 с.
- Вацерионова Е. О., Копанина А. В. Особенности структуры молодых стеблей *Spiraea beauverdiana* в условиях сольфатарных полей вулкана кальдеры Головнина, остров Кунашир // Бюл. Ботан. сада-ин-та ДВО РАН. 2016. Вып. 15. С. 8–10.

- Вацерионова Е. О., Копанина А. В., Власова И. И. Сравнительная характеристика коры однолетних стеблей *Spiraea beauverdiana* Schneid в условиях современной вулканической активности // Мат-лы IV (XII) Междунар. ботан. конф. молодых ученых, 22–28 апреля 2018 г., Санкт-Петербург: СПб.: БИН РАН, 2018. С. 54–55.
- Газогидротермы активных вулканов Камчатки и Курильских островов: состав, строение, генезис / С. Б. Бортникова, Е. П. Бессонова, М. П. Гора, А. Я. Шевко, Г. Л. Панин, И. Н. Ельцов, Р. В. Жарков, Т. А. Котенко, С. П. Бортникова, Ю. А. Манштейн, Л. В. Котенко, Д. Н. Козлов, Н. А. Абросимова, Ю. Г. Карин, Е. В. Поспеева, А. Ю. Казанский / Отв. ред. О. Л. Гаськова, А. К. Манштейн. Новосибирск: Ин-т нефтегаз. геол. и геофиз. им. А. А. Трофимука СО РАН, 2013. 282 с.
- Жарков Р. В. Термальные источники Южных Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2014. 378 с.
- Кальдера вулкана Головина (озера Кипящее и Горячее), о. Кунашир, 2019. <https://idilesom.com/sakh/places/41>
- Копанина А. В. Структурные адаптации *Spiraea beauverdiana* (Rosaceae Juss.) в экстремальных условиях // Мат-лы VI Междунар. симп. им. Б. Н. Уголева, посвящ. 50-летию рег. коорд. совета по совр. пробл. древесиноведения, 10–16 сент. 2018 г., Ин-т леса им. В. Н. Сукачева СО РАН, Красноярск. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2018. С. 108–111.
- Копанина А. В., Власова И. И., Вацерионова Е. О. Структурные адаптации древесных растений к условиям вулканических ландшафтов Курильских островов // Вестн. ДВО РАН. 2017. № 1. С. 88–96.
- Коровин В. В. Общее в строении аномальных древесин // Ботан. журн. 1987. Т. 7. № 4. С. 472–476.
- Коровин В. В., Новицкая Л. Л., Курносков Г. А. Структурные аномалии стебля древесных растений. М.: МГУЛ, 2003. 259 с.
- Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия коры розоцветных (Rosaceae): разнообразие, эволюция, таксономическое значение. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2005. 264 с.
- Минько А. А. Статистический анализ в MS Excel. М.: Диалектика, 2004. 448 с.
- Новицкая Л. Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с.
- Чавчавадзе Е. С., Сизоненко О. Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России. СПб.: Росток, 2002. 272 с.
- Якубов В. В., Недолужко В. А., Шанцер И. А., Тихомиров В. Н., Румянцев С. Д. Семейство Розовые – Rosaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1996. Т. 8. С. 125–246.
- Angyalossy V., Pace M. R., Evert R. F., Marcati C. R., Oskolski A. A., Terrazas T., Kotina E., Lens F., Mazzoni-Viveiros S. C., Angeles G., Machado S. R., Crivellaro A., Rao K. S., Junikka L., Nikolaeva N., Baas P. IAWA list of microscopic bark features // IAWA J. 2016. V. 37. N. 4. P. 517–615.
- IAWA Committee. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. IAWA Bull. n. s. 1989. V. 10. N. 3. P. 219–332.
- Schweingruber F. H., Hellmann L., Tegel W., Braun S., Nievergelt D., Büntgen U. Evaluating the wood anatomical and dendroecological potential of arctic dwarf shrub communities // IAWA J. 2013. V. 34. Iss. 4. P. 485–497.
- Tarelkina T. V., Novitskaya L. L., Nikolaeva N. N. Effect of sucrose exposure on the xylem anatomy of three temperate species // IAWA J. V. 39. N. 2. 2018. P. 156–176.

STRUCTURAL FEATURES OF BARK AND WOOD OF *Spiraea beauverdiana* (ROSACEAE) IN THE EXTREME CONDITIONS OF ARCTIC AND VOLCANIC ACTIVITY ON THE KURIL ISLANDS

A. V. Kopanina

*Institute of Marine Geology and Geophysics, Russian Academy of Sciences, Far Eastern Branch
Nauka str., 1B, Yuzhno-Sakhalinsk, 693022 Russian Federation*

E-mail: anna_kopanina@mail.ru

The results of comparative analysis of adaptive features of bark and secondary xylem of the spirea of Bower *Spiraea beauverdiana* Schneid (Rosaceae Juss.) are presented in the extreme conditions of the Arctic and volcanic activity in the Kuril Islands. Structural analysis of the bark and wood parameters in ontogenesis under the conditions of post-volcanic activity is carried out. The identified features are of adaptive character and are aimed at optimizing the water supply system. It has been established that the combination of environmental factors in conditions of gas-hydrothermal outputs of the Golovnin volcano caldera on the Kunashir Island causes disruption in the activity of phellogen and cambia. Unstable operation of these meristems leads to the formation of tissues of abnormal structure, forming separate loci in the stem, as well as tissues with deviations from the normal structure. In terms of their structural and functional characteristics, the anomalies formed in the secondary phloem and xylem are similar to the anomalies caused by stem pitting syndrome. The commonality and specificity of structural reaction of the secondary xylem under these conditions is revealed. In these extreme conditions, spirea of Bower wood retains its juvenile features throughout the entire ontogenesis, with solitary and cluster vessels located within one year growth ring. More specialized vessels, cluster vessels are more narrow and larger rays are present, with the former being homogeneous (ray cells upright) and the latter being mixed heterogeneous and heterogeneous (rays with procumbent, square and upright cells).

Keywords: *spirea of Bower, fellem, secondary phloem, arctic shrubs, wood anomaly, volcanism.*

How to cite: *Kopanina A. V. Structural features of bark and wood of Spiraea beauverdiana (Rosaceae) in the extreme conditions of Arctic and volcanic activity on the Kuril Islands // Sibirskij Lesnoj Zurnal (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 3. P. 52–63 (in Russian with English abstract).*